

Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (WIDER)

(Araneae, Agelenidae)

Habilitationsschrift

zur Erlangung der Venia legendi
an der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg

vorgelegt von

Erwin ~~Tretzel~~

1960

Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1961

Dekane: Univ.-Prof. Dr. W. Specht

Univ.-Prof. Dr. G. Hesse

1. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. H. J. Stammer, Erlangen

2. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. A. Kaestner, München

3. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. W. Neuhaus, Erlangen

Tag des Kolloquiums: 16. 7. 1960

Tag der Probevorlesung: 19. 11. 1960



Sonderdrucke aus:

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Band 49 (Seite 658—745)
und Band 50 (Seite 375—542) 1961

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen
BIOLOGIE, ÖKOLOGIE UND BRUTPFLEGE
VON *COELOTES TERRESTRIS* (WIDER)
(ARANEAE, AGELENIDAE)*
TEIL I: BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE

Von

ERWIN TRETZEL

Mit 43 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. September 1960)

* Habilitationsschrift.

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	658
B. Material und Methoden	659
C. Ökologie und allgemeine Biologie	662
I. Der Biotop	662
II. Netz und Netzbau	675
III. Beute und Beutefang	690
IV. Das Verhalten gegenüber fremdartigen Spinnen	715
V. Entwicklungsverlauf und Lebenszyklus	720
VI. Paarung, Eiablage und Schlüpfen der Jungen	729
Zusammenfassung	738
Literatur	743

A. Einleitung

Die Spinne *Coelotes terrestris* (WIDER)¹ aus der Familie Agelenidae (Trichterspinnen) ist seit über 100 Jahren bekannt (das ♀ wurde 1834 von WIDER, das ♂ 1839 von C. L. KOCH beschrieben). Sie ist in Europa weit verbreitet, vielerorts häufig und in fast allen Faunenlisten genannt; trotzdem waren wir über die Lebensweise dieser interessanten und auffallenden Art nur sehr mangelhaft unterrichtet.

Die erwachsenen Tiere sind 8—12 (♂♂) bzw. 10—15 (♀♀) mm lang und satt dunkelbraun gefärbt wie der Humus, in dem sie leben. Gut genährte Individuen zeigen einen schwachen violetten Schimmer. Ihre kräftige, gedrungene Gestalt mit den verhältnismäßig kurzen Beinen, die mächtigen Cheliceren mit dem knieartig vorspringenden Basalteil, der im Licht

¹ In meinen früheren Arbeiten ist dieselbe Art nach M. DAHL (1931) als *Coelotes atropos* (WALCKENAER) bezeichnet und als identisch mit *C. terrestris* angesehen worden. Mit der nunmehrigen Trennung beider Formen schließe ich mich der heute vorherrschenden Auffassung an, ohne aber die Frage, ob es sich wirklich um gute Arten handelt, als gelöst zu betrachten. Diese läßt sich nach Gutdünken nicht entscheiden. Im Gebiet um Erlangen habe ich von beiden nur *C. terrestris* gefunden. Seine Merkmale stimmen mit den Abbildungen von LOCKET u. MILLIDGE (1953, Fig. 14, C, D, und Fig. 15, B, D, S. 18/19) überein.

hell aufblitzende Hintergrund ihrer Augen, ihre schnelle Reaktionsweise und die Wucht, mit der sie sogar an Größe weit überlegene Beutetiere angreifen, verleihen dieser Spinne etwas Unheimliches.

Obwohl SAVORY bereits 1926 (S. 75) auf das Fehlen einer biologischen Untersuchung von *Coelotes* hingewiesen und interessante Ergebnisse in Aussicht gestellt hat, wurde meine Aufmerksamkeit erst bei phänologischen Untersuchungen an Spinnen in stärkerem Maße auf diese Art gelenkt, als sich nämlich bei ihr eine sehr eigenartige diplochrone Periodizität ergab, die durch ihr reziprokes Verhältnis eine Beziehung zur Schwesterart *Coelotes inermis* (L. KOCH) erkennen ließ und den Schluß nahelegte, daß bei beiden der im Tierreich so seltene Fall einer sympatrischen Artbildung durch jahreszeitliche Isolation vorliegt (vgl. TRETZEL 1955, S. 131). Ich mußte aber damals in Ermangelung jeder Kenntnis von dem Entwicklungsverlauf beider Arten den Nachweis schuldig bleiben, daß die für einen derartigen Differenzierungsvorgang erforderliche kurze Entwicklungszeit von einzelnen Individuen tatsächlich erreicht werden kann. Dieser kann nun — wenigstens für die hier behandelte Art — erbracht werden (vgl. S. 720).

Ich danke Herrn Prof. Dr. H. J. STAMMER für großzügige Gewährung von Mitteln und Frau HELGRID KRAUS für die Ausführung der meisten Zeichnungen.

B. Material und Methoden

Die Untersuchung der Brutpflege und anderer Fragen wurde an 93 nummerierten Bruten durchgeführt, von denen jeweils etwa 30 gehalten und in der folgenden Fortpflanzungsperiode durch eine neue Gruppe ersetzt wurden. Weitere, zu Voruntersuchungen verwendete oder als Ersatz herangezogene Bruten wurden im einzelnen nicht gezählt. Zur Klärung bestimmter Fragen, insbesondere zu autökologischen Experimenten wurden außerdem zahlreiche Alt- und Jungtiere aus dem nahegelegenen Biotop beschafft. Nur der Fang von ♂♂ bereitete Schwierigkeiten. Den Entwicklungsverlauf habe ich an 50 nummerierten Individuen eines Geleges verfolgt.

Die *Haltung der Tiere*, die selbstverständlich einzeln bzw. familienweise erfolgt ist, wurde gegenüber den früher beschriebenen Methoden (TRETZEL 1955) nur unwesentlich modifiziert und auf die Standortsansprüche dieser Art abgestimmt. Erwähnens- und empfehlenswert ist vor allem die Verwendung von „Photo-Käfigen“ (wie ich sie einmal nennen will). Statt der handelsüblichen viereckigen Glasaquarien oder Rundgläser, deren ich mich früher bedient habe und die — abgesehen von den Kosten — alle den Nachteil haben, daß man nur durch ihre obere Öffnung verzerrungs- und spiegelungsfrei beobachten kann, wurden die Käfige durch Zusammenkleben wertloser, gereinigter Photoplatten 9 × 12 cm mittels Leukoplaststreifen (Breite 2,5 cm) hergestellt. Drei Platten bildeten Boden und Breitseiten eines Käfigs, zwei auf 9 × 9 cm verkürzte die Schmalseiten und eine etwas größere den Deckel, der durch Plastilinstückchen an den 4 Ecken um einige Millimeter abgehoben (Lüftungsspalt) und dadurch gleichzeitig gegen Verrutschen gesichert wurde. Die Seitenscheiben wurden nur mit der Bodenplatte allseitig der ganzen Länge nach durch Leukoplaststreifen fest verbunden, untereinander jedoch nach ihrem Hochklappen lediglich durch kurze, über die Ecken geklebte Streifen zusammengehalten. Löste man diese, klappten die Seitenwände herunter. Auf diese

Weise konnte bei Bedarf jede Seite geöffnet (Abb. 1) und eine ungehinderte stereomikroskopische Beobachtung oder photographische Aufnahme ermöglicht werden. Durch Aufstützen der Oberkante einer heruntergeklappten Seitenwand auf rauher Unterlage (Schaumgummi) konnte außerdem die Ebene des Käfigbodens so stark geneigt werden, daß der erforderliche Seiteneinblick nach oben verlagert wurde, was sich insbesondere bei Verwendung eines Tischstatives als zweckmäßig erwiesen hat. Sonderbarerweise ließen sich die Spinnen durch eine vorsichtige Neigung des Käfigs bis etwa 60° nicht irritieren. Beim Abklappen einer Käfigseite müssen selbstverständlich angespannte Fäden zur Erhaltung der Netzspannung und des architektonischen Gefüges vertäut werden. Dazu genügt es, einige Gerüstfäden über die Kanten der beiderseits stehengebliebenen Wände zu ziehen, wo sie von selbst haftenbleiben. Nach mehrfach wiederholter Abnahme einer Wand stellen die ♀♀ den Versuch ein, ihr Netz erneut daran zu befestigen. Der Käfigboden wurde mit einer 1—2 cm hohen Schicht lehmigen Sandes, die als Wasserspeicher diente, und mit einer weniger mächtigen Auflage von grob durchgeseibtem Rohhumus aus dem Biotop bedeckt. Das Substrat wurde nach Einfüllung mit Wasser stark getränkt und später wöchentlich 2—3mal angefeuchtet, so daß die erforderliche hohe Luftfeuchtigkeit im Käfig stets gewährleistet war. Triebe von Tradeskantien,

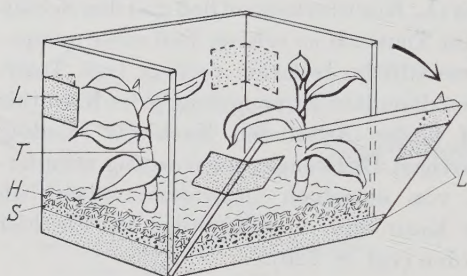


Abb. 1. Käfig aus Glasplatten 9 × 12 cm, die mit Leukoplast (L) zusammengeklebt waren. Zu photographischen Aufnahmen und zur Lupenbeobachtung konnte jede Käfigwand abgeklappt werden (Pfeil). Die Innenausstattung: lehmiger Sand (S), Rohhumus (H) und Tradeskantientriebe (T)

an den Käfigecken in den feuchten Boden gesteckt, wo sie bald anwurzeln, boten Anheftungspunkte beim Netzbau und eine gewisse Unterschlupfmöglichkeit; sie waren zumindest für den Beschauer ein freundlicher Anblick, vielleicht auch für das Wohlbefinden der Käfigtiere nicht belanglos, aber keineswegs lebensnotwendig. Statt der Grünpflanzen wurden versuchsweise auch Stücke von Kiefernrinde an den Käfigwänden befestigt, womit der Lebensraum noch natürlicher gestaltet werden konnte; aber diese werden bald schimmelig. Das Leukoplast hat sich über Jahre hindurch als feuchtigkeitsbeständig erwiesen. Infolge der schmalen Spalte, die bei dieser einfachen Konstruktion zwischen den Seitenwänden bleiben, ist eine zusätzliche Lüftung der Käfige nicht erforderlich. Auch des Deckelspaltes kann entbehrt werden.

Eine Voraussetzung für die Beobachtung und Photographie des Brutpflegegeschehens, das sich ja größtenteils sehr verborgen im Zentrum der undurchsichtigen Wohnröhre, der mitunter noch mehrschichtige Netzflächen vorgelagert sind, abspielt, war die *Öffnung der Röhrenwand* zwecks Herstellung eines seitlichen Beobachtungsfensters. Auch die vorsichtigsten Manipulationen mit Schere und Pinzette wurden wegen der unvermeidlichen, die Aufmerksamkeit des ♀ auf diesen Punkt konzentrierenden Netzerschütterungen so übelgenommen, daß die Beute an andere Stelle getragen, der freigelegte Netzteil gemieden und das Loch über Nacht verschlossen wurde. Die Öffnung habe ich mit erhitztem Draht in jedes Netz geschnitten, wobei ein an einen Regeltrafo angeschlossener haarnadelförmiger Platindraht die besten Dienste tat. Dieses Schneidverfahren trennt auch dichte Gespinnstflächen so schnell und erschütterungsfrei, daß es von den Spinnen meist gar nicht bemerkt wird. Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb sie auch das

Loch als solches nicht so sehr stört. Zwar nehmen sie es bald tastend wahr, treten ein Stück heraus, kehren aber an der Käfiggrenze wieder um und scheinen die Öffnung ganz „in Ordnung“ zu finden. Der nunmehrige Lichteinfall im Schlupfwinkel wurde individuell verschieden beantwortet; doch gewöhnte sich jedes ♀ bei vorsichtiger Dosierung alsbald so sehr an die Helligkeit, daß es sich im Scheine einer gewöhnlichen, nicht direkt auf das Netz gerichteten Tischlampe ebenso „unbefangen“ zeigte wie die Tiere in geschlossener Wohnröhre.

Zur Feststellung von Artzugehörigkeit und Entwicklungsstadium an lebenden Tieren, die ja bei ♀♀ eines mikroskopischen Blickes auf die Epigyne bedarf, wurden die Spinnen in eine Glasschale mit Wasser geworfen, auf dem sie mit äußerst schnellen Beinbewegungen hin- und herlaufen und sehr bald ermüden. Waren ihre Bewegungen stark verlangsamt, drehte ich sie mittels eines glatten Stäbchens ruckartig auf den Rücken. In dieser Lage blieben sie mit angezogenen Beinen meist längere Zeit auf dem Wasser liegen, so daß die Untersuchung ohne Hast und ohne Schädigung der Tiere vorgenommen werden konnte.

Schließlich sei noch der Hitzestupor als eine — soweit ich sah — sehr brauchbare „Betäubungsmöglichkeit“ erwähnt. Die für manche operativen Eingriffe unerläßliche Betäubung von Spinnen mit Hilfe der üblichen Narkosemittel (Chloroform, Äther) bereitet nach meiner Erfahrung an verschiedenen Arten insofern erhebliche Schwierigkeiten, als die richtige Dosierung weitgehend dem Zufall anheimgegeben zu sein scheint. Erst lassen die Versuchstiere keinerlei Einwirkung erkennen, und wenn sie dann endlich bewegungslos geworden sind, bleiben sie es auch oder zeigen wenigstens unerwünschte Nachwirkungen. Bei Prüfung der Temperaturresistenz von *Coelotes*, *Hahnia* und *Phoneutria* stellte sich der Hitzestupor als ein zuverlässiges „Narkosemittel“ heraus. Bei erwachsenen Individuen von *Coelotes* tritt dieser bei etwa 43° C ein, wenn die Erwärmung langsam erfolgt (Temperaturerhöhung von 20—43° in 30 min; bei doppelt so schneller Erwärmung rückt die kritische Temperatur um 3—4° höher), und ist ziemlich genau 15 min reversibel. Setzt man die Tiere längere Zeit dieser Temperatur aus, tritt der Hitzetod mit krampfartiger Einkrümmung aller Extremitäten ein. Werden sie vor Ablauf dieser Zeit, am zweckmäßigsten natürlich bald nach Eintritt des Stupors, in normale Zimmertemperatur gebracht, bleiben sie noch rund 10 min im Zustand der Starre, um dann meist überraschend plötzlich wieder voll bewegungsfähig zu werden. Diese Behandlung hatte keine nachweisliche Schädigung zur Folge. Die Versuche wurden — eigentlich unbeabsichtigt — auch an 2 ♀♀ angestellt, die kurz vor der Eiablage standen. In keinem Falle zeigte sich eine erkennbare Schädigung der Nachkommenschaft, die über 4 Häutungen beobachtet wurde. Zur Herbeiführung des Stupors wurden die Tiere in offenen Glasschalen in den Thermostaten gestellt, wobei es sich empfiehlt, die Schalen erhöht und auf eine wärmeisolierende Unterlage zu stellen, damit vorzeitige Schreckreaktionen der Spinnen wegen einseitiger Erwärmung des Schalenbodens vermieden werden. Während dieser „Narkose“ wurde die Blendung der Versuchstiere und die Entfernung von Trichobothrien vorgenommen, worüber an entsprechender Stelle berichtet werden wird.

Alle photographischen Aufnahmen — über 500 auf Schwarz-Weiß-Film ADOX KB 14 und rund 100 Farbaufnahmen auf Agfacolor-Umkehrfilm — wurden vom Verfasser mit der Leica unter Verwendung des Objektives Hector 13,5 cm 1:4,5 mit Balgengerät und Visoflex-Ansatz gemacht. Als Lichtquelle benutzte ich ein Elektronenblitzgerät (Metz — Mecablitz), zu dem mir aber leider nur eine Blitzlampe zur Verfügung stand. In der Regel war die Kamera „schußbereit“ auf das jeweilige Geschehen eingestellt, und die hervorragende Helligkeit sowie die 4fache Eigenvergrößerung des Visoflex-Mattscheibenbildes ermöglichten es,

den Sucher gleichzeitig als Lupe zu verwenden. Die an sich sehr wendige photographische Ausrüstung ließ nur im Fehlen einer Vorwahlblende einen — allerdings sehr spürbaren — Nachteil erkennen. Zu der für Nahaufnahmen von so kleinen Objekten erforderlichen exakten Scharfeinstellung mußte also jeweils erst die Objektivblende geöffnet und danach auf den erforderlichen Blendenwert von 16—22 geschlossen werden. Leider zeigten die Tiere für derartige technische Erfordernisse wenig Verständnis und verließen inzwischen vielfach den Schärfenbereich. Schnappschüsse von wichtigen Situationen mußten deshalb mit Verzicht auf bestmögliche Scharfeinstellung gewagt werden und lassen dementsprechend zu wünschen übrig. Ganz allgemein wurde die Bildgüte, insbesondere Schärfe und Kontrast, dadurch beeinträchtigt, daß die Blitzlampe nicht wie das Kameraobjektiv direkt in das Beobachtungsfenster des Netzes gerichtet werden konnte, sondern seitlich montiert werden mußte. Aus diesem Grund hatte das Licht in vielen Fällen Netzpartien oder eine Glaswand des Käfigs zu durchdringen und wurde dementsprechend dispergiert. Außerdem standen die Netzpartien bei der unvermeidlichen Verwendung von Blitzlicht einer wünschenswerten Durchzeichnung aller Bildteile im Wege. Die dunklen Tiere, auf die es ja ankam, bedurften einer wesentlich längeren Belichtung als die hellen Netzflächen. Eine Überstrahlung des Netzes, die zum Verlust seiner Struktureinheiten führte, war deshalb meist unvermeidlich. Leider wirkte sich diese mitunter auch auf die helleren Jungspinnen sowie auf helle Beutetiere (z. B. Mehlwürmer) aus und verwischte ihre Umrisse.

C. Ökologie und allgemeine Biologie

I. Der Biotop

Schon im Gattungs- und Artnamen dieser Spinne kommt zum Ausdruck, daß es sich um ein Bodentier handelt, das Hohlräume bewohnt (*κοιλότης* = Höhlung). Die Art hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in den geschlossenen Laub- und Nadelwäldern besserer Bonität auf lehmigen Böden und kommt, wie schon M. DAHL (1931) erwähnt, vornehmlich in den Berggegenden Deutschlands vor. Auch bei Erlangen ist sie in erster Linie im Gebiet des Burgberges, des Rathsberges und des Fränkischen Jura zu suchen. Von dort strahlt sie aber weit auf die Sandböden der Ebene aus und kompensiert dabei, wie ich schon früher festgestellt habe (1952, S. 99), die Feuchtigkeitsdifferenz zwischen Lehm- und Sandboden durch ihren Aufenthalt in relativ feuchtem Gebiet. Bevorzugt sie auf schweren Böden und in dem an Niederschlägen reicheren Berggelände Bereiche mittlerer Bodenfeuchtigkeit, so beschränkt sie sich im Gebiet der leichten Sandböden auf Zonen hohen Grundwasserstandes (Bruchwälder). Der dem Stadtgebiet nächstgelegene Verbreitungspunkt ist die „Brucker Lache“. Auch dort meidet sie — wie anderswo — ausgesprochen nasse, sumpfige Stellen und hält sich an die Randzonen, die in trockenes Gebiet überleiten. Die Ausbreitung im Waldgebiet zwischen Erlangen-Süd und Tennenlohe ist — dem jähen Wechsel von Bodenfeuchtigkeit und Bewuchs entsprechend — unzusammenhängend und stellenweise inselartig. Es ist ökologisch interessant, daß die Besiedlungsdichte solcher Verbreitunginseln, die übrigens in den letzten niederschlagsreichen Jahren sehr angewachsen

zu sein scheint, so hoch ist, wie ich sie vergleichsweise nur von so feuchten, üppigen und urwüchsigen Bergwäldern, wie sie beispielsweise um den Eibsee stehen, kenne. Im Vergleich zu den Standortgegebenheiten in Gebieten gleichmäßigen und zusammenhängenden Vorkommens, sind diese Verbreitungseinseln als Grenzgebiete möglicher Besiedlung anzusehen, und ich bin der Auffassung, daß zu einer derartigen Konzentration nicht ein Optimum an Faktorenkonstellation schlechthin, sondern vielmehr die Unmöglichkeit einer Ausbreitung in angrenzende Trockengebiete geführt hat.

Eine solche Verbreitungseinsel befindet sich gleich am Südrande der Stadt, unweit des bekannten „Franzosenweges“, nur 300 m vom Waldrand entfernt. Der Spaziergänger, der dort auf sandigem Weg dahinschreitet, glaubt nichts weiter als einen der vielen kümmerlichen, eintönigen und trocken-dürren Föhrenbestände hiesiger Gegend neben sich zu haben und ahnt nicht, daß hier Lebewesen zu Hause sind, die Sand, Dürre und kümmerliche Vegetation meiden und deren Gedeihen darauf schließen läßt, daß hier ein ansehnlicherer und standortsgemäßerer Baumbestand stehen könnte. Die folgende Biotopbeschreibung bezieht sich nun in der Hauptsache auf diese nur 90×120 m umfassende Verbreitungseinsel, weil gerade ein solcher „Grenzbereich“ die Standortansprüche dieser Art besonders deutlich zutage treten läßt und gleichzeitig ihre Anpassungsfähigkeit zeigt.

Coelotes konzentriert sich dort auf eine kaum wahrnehmbare Bodensenke, die mit ziemlich schwächtigen Kiefern bestockt ist. Stammdicke und Bestandsdichte sind aus Tabelle 1 zu ersehen. Jungfichten (0,5 bis 1,1 m hoch), die zum Teil in Gruppen beisammenstehen, und noch kleine Jungeichen (20—30 cm) bilden einen spärlichen Unterwuchs. Die Bodenvegetation wechselt alle paar Meter. Die in angrenzenden Gebieten vorherrschende *Calluna* macht hier stellenweise Beerkraut (*Vaccinium vitis idaea* L. und *V. myrtillus* L.) Platz, aber unweit daneben ist der Boden mit Moos oder Gramineen (*Molinia coerulea*) bewachsen oder lediglich mit Nadelstreu bedeckt. Auch der Moosbewuchs variiert auf kleinstem Raum sowohl hinsichtlich der Artenkombination als auch der Üppigkeit. Rasenbildend ist vorwiegend das gemeine hochwüchsige *Pleurozinum Schreberi* (WILD, MITTEN)¹, während das hier flachwüchsige *Hypnum cupressiforme* L. mit seinen hübschen, farnähnlichen Trieben nur stellenweise anzutreffen ist. *Sphagnum palustre* L. und *Leucobryum glaucum* (L.) SCHIMPER stehen in hohen bzw. flachen Polstern überall dazwischen, und wo die vorgenannten Arten fehlen, ist die nackte Nadelstreudecke wenigstens stellenweise von kleinen Horsten des *Dicranum scoparium* (L.) HEDWIG unterbrochen. Am Fuße der Stämme wächst außerdem *Dicranella heteromalla* SCHIMPER. Auch *Cladonia* fehlt nicht, und das Nebeneinander der entgegengesetzten ökologischen Charaktere

¹ Die Bestimmung der Moose verdanke ich Herrn Prof. Dr. K. GAUCKLER.

Sphagnum und *Cladonia* zeigt die Uneinheitlichkeit des Biotops am besten. Die Moos- und Gramineenassoziation läßt schon auf den ersten Blick auf eine erhöhte Bodenfeuchtigkeit schließen.

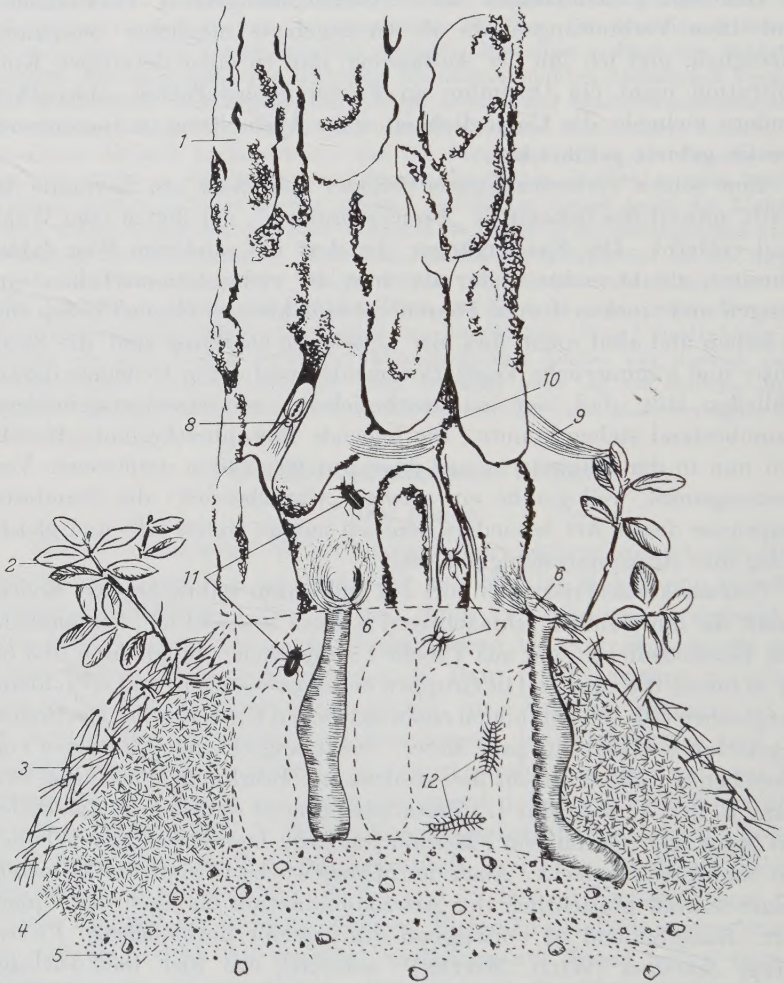


Abb. 2. Skizze des Biochorions von *Coelotes terrestris*. (Die jahreszeitlichen Aspekte sind nicht berücksichtigt.) 1 Kiefernstamm mit flechtenbewachsener Borke; 2 *Vaccinium*; 3 Streuschicht; 4 Rohhumus; 5 Sand; 6 Fangtrichter von 2 *Coelotes*-Netzen; 7 *Chubiona reclusa*; 8 *Segestria senoculata*; 9 Netz von *Bolyphantes crucifer*; 10 Netz von *Tapinopa longidens*; 11 *Helops quisquilius*; 12 *Lithobius forficatus*. Aus der Anordnung der Begleitarten ist deren bevorzugte Aufenthaltsregion zu ersehen

Eine für die Spinnenbesiedlung wichtige Eigentümlichkeit dieses Bestandes (wie auch vieler anderer des Gebietes) ist, daß die Stämme gleichsam wie auf kleinen Bodensockeln zu stehen scheinen (Abb. 2). Der Stammgrund ist ringsum mit einer hügelartig aufgeworfenen Roh-

humus- und Streuschicht von unterschiedlicher Mächtigkeit und Dichte umgeben, die teils nackt, teils mit der genannten Bodenvegetation bewachsen ist. Zwischen den Stämmen ist der Rohhumus infolge der Streunutzung viel stärker abgetragen. Unter dem Rohhumus ist die Borke wegen der anhaltenden Feuchtigkeitseinwirkung morsch und brüchig. Die überwiegende Mehrzahl der *Coelotes*-Netze und -Wohnröhren befindet sich in diesen Bodensockeln, meist zwischen Stamm und umgebender Schicht, seltener in geringer Entfernung vom Stamme, aber noch im Sockelbereich. Die Wohnröhren werden in der Regel nur in der Streu- und Rohhumus-Schicht angelegt. Ist diese genügend mächtig, verlaufen sie senkrecht und schwach geneigt (bzw. gekrümmt) nach unten und haben eine durchschnittliche Länge von 8–10 cm. Bei geringerer Schichtdicke biegen sie an der Grenze zwischen Humus und Sand in scharfer Krümmung um und folgen horizontal in tangentialer oder vom Stamm abgekehrter Richtung noch ein Stück der Vermischungszone von Rohhumus und Sand (weiteres unter Netzbau). In weit geringerer Anzahl werden die Netze auch in lockerem, hochwüchsigem Moos (meist *Pleurozinum Schreberi*, nicht *Sphagnum*) zwischen oder nahe den Stämmen angelegt. Bei einer Zählung auf einer Fläche von 100 m², die nur 25 Stämme enthielt und besonders ausgedehnt mit Moos bewachsen war, trafen auf 22 an Stämmen angelegte Netze (Baumnetze) 13 Moosnetze, von denen sich wiederum 12 im engsten Umkreis von 50 cm um die Stämme befanden. Tabelle 1 gibt Aufschluß über Populationsdichte und Bestockungsverhältnisse auf 2 Flächen gleicher Größe (je 100 m²), aber unterschiedlicher Bodenfeuchtigkeit. Beide Flächen waren nur 10 m voneinander entfernt.

Die Bestandsaufnahmen wurden am 21. Juli 1957, also während der Hauptfortpflanzungsperiode von *Coelotes*, in der Weise durchgeführt, daß nach vorheriger Inspektion des Gesamtgebietes eine zentral gelegene Zone mit ziemlich gleichmäßiger Besiedlung ausgewählt und darin zwei quadratische Flächen von je 10 m Seitenlänge durch Schnüre abgegrenzt wurden. Die Seiten wurden mit Hilfe eines Kompasses genau nach den Haupthimmelsrichtungen orientiert, so daß außer der Zahl der Netze auch gleichzeitig die bei den Netzanlagen an den Stämmen gewählte Himmelsrichtung ermittelt werden konnte (s. unten). Jeder registrierte Baum wurde durch Ablage von Papierschnitzel markiert. Die Stammdicke (einschließlich Borke) ist 10 cm über dem „Bodensockel“ gemessen.

Zone a war ein wenig höher gelegen und deshalb *trockener*. Der Boden war überwiegend mit reiner Nadelstreu und nur stellenweise mit niedrigem Gras und Moos bedeckt.

Zone b umfaßte eine angrenzende, schwach geneigte Bodensenke, war deutlich *feuchter* und mit einigen Jungfichten, hochwüchsigem Moos und Gras sowie Beerkraut bewachsen.

Tabelle 1. *Besiedelungsdichte in Zonen verschiedener Feuchtigkeit*

Zone	Stammzahl pro 100 m ²	Stammdicke in cm (etwa 10 cm über dem Boden)		Baumabstände in Meter (30 Messungen)		Coelotes- Netze Gesamt- zahl	Zahl der Baum- netze	Zahl der Moosnetze	Zahl der unbe- siedelten Stämme	Zahl der Stämme mit Netzen				
		Mittel	Grenzwerte	Mittel	Grenzwerte					1	2	3	4	5
a (trockener)	36	15,8	9—27	1,31	0,4—2,4	31	31	0	19	10	3	2	1	1
b (feuchter)	38	17,1	10—25	1,37	0,25—2,5	80	65	15	5	14	7	11	1	0

Trotz der weitgehenden Übereinstimmung von Stammzahl und Stammdicke in beiden Zonen war das feuchtere Gebiet b — allein die Stammnetze ins Auge gefaßt — doppelt so dicht besiedelt. Auf die Stammzahl umgerechnet, würden im trockenen Teil 1 Netz, im feuchteren 2 Netze auf fast jeden Stamm treffen. In Wirklichkeit aber waren einige Stämme unbesiedelt geblieben, andere mit mehreren Netzen belegt. Über die Zahl der Stämme mit 0—5 Netzen gibt der rechte Teil der Tabelle Aufschluß. Die wesentlich größere Anzahl unbesiedelter Stämme in der trockeneren Zone erklärt sich aus der geringeren Mächtigkeit und stellenweisen Verfilzung der dort befindlichen „Bodensockel“. Fünf Netze pro Stamm war (auch außerhalb dieser registrierten Zonen) die Höchstzahl, und diese waren gleichmäßig über die östliche Hälfte (Nord bis Südseite) eines Kiefernstammes von nur 16 cm Durchmesser in Zone a verteilt. Unweit daneben waren um einen Stamm von nur 13 cm Durchmesser 4 Netze genau in den Haupthimmelsrichtungen gruppiert. Die größte Netzzahl pro Stamm in Zone b betrug vier (Stammdurchmesser 18 cm; Verteilung: N, O, S, NW). Abb. 3 zeigt die Beziehung zwischen Stammdicke und Anzahl der Netze an den Stämmen der jeweiligen Stärkekategorie. Diese Darstellung, der die Messungen bzw. Zählungen in beiden Zonen zugrunde gelegt sind, läßt einerseits die vorherrschende Stammdicke (15—22 cm) ablesen und gibt andererseits zu erkennen, daß sich die Netzdichte proportional zur Stammdicke verhält. Im Bereich zwischen 17 und 22 cm Stammdicke ist dies besonders deutlich; trotz Verminderung der Stammzahl steigt hier die Netzzahl noch an. Es ist eigentlich selbstverständlich, daß um Stämme größeren Umfanges mehr Netze angelegt werden können als um dünne; wenn die Tiere aber trotzdem von dieser Möglichkeit in weit geringerem Maße

Gebrauch machen als zu erwarten wäre, so hängt dies nach meiner Beobachtung mit folgendem zusammen: die starken Stämme bieten wegen ihrer mächtigen und meist auch lockeren „Sockel“ sowie der größeren Zwischenräume zwischen ihren dicken Borkenstücken von vorneherein einen größeren Anreiz für die Besiedlung. Die günstigen Möglichkeiten werden hier früher und in größerem Umfange ausgeschöpft als an dünnen Stämmen. Die nachfolgenden Generationen finden deshalb gerade an den starken Stämmen zahlreiche Reste verlassener Gewebe, denen die Tiere offensichtlich ausweichen und lieber mit schwachen Stämmen vorliebnehmen, die bisher weniger häufig frequentiert waren. So war oft festzustellen, daß sich Individuen dicht neben einer günstigen Borkenspalte, in der Reste eines ganz alten *Coelotes*-Netzes hingen, niedergelassen und ihre Wohnröhre an einer grabtechnisch vielschwerer erschließbaren Stelle angelegt hatten.

Hinsichtlich der an Baumstämmen gewählten Himmelsrichtung ergab sich eine eindeutige *Bevorzugung der Ostseite*. Abb. 4 zeigt

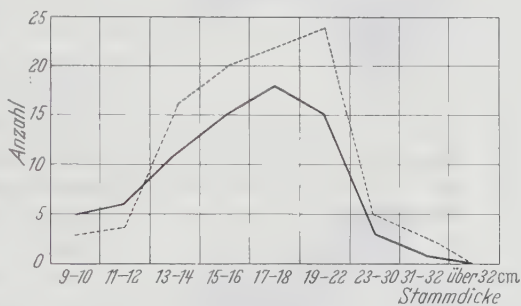


Abb. 3. Beziehung zwischen Stammdicke und Anzahl der Netze (punktiert) an Stämmen bestimmten Durchmessers

oben die Richtungsorientierung von 100 Netzen, die im Streifgang kreuz und quer durch Zonen wechselnder Feuchtigkeit, verschiedenen Unterwuchses, im Bestandsinneren und an dessen Rande an Stämmen verschiedener Dicke gefunden wurden. Zum Vergleich und zur Kontrolle sind darunter sämtliche Netze gezählt, die sich auf den beiden obengenannten abgegrenzten Gebieten a und b sowie auf einer 3. Fläche von genau 100 m² — das waren 122 Netze auf einem Gesamtgebiet von 300 m² — befanden. Diese Erfassung beschränkte sich auf das Bestandsinnere. In beiden Fällen war die Bevorzugung der Ostseite oder der Osthälfte oder noch deutlicher die Meidung der West- und Nordwest-Seite festzustellen. Dieser Tatbestand ist in der Zählung a, bei der auch Bestandsränder und einzelstehende Stämme, die der Witterung stärker ausgesetzt sind, erfaßt wurden, ausgeprägter als im geschützten Bestandsinneren (b). Nun wäre eine gleichmäßige Bevorzugung der gesamten Osthälfte oder wenigstens des nordöstlichen oder südöstlichen Viertels verständlich, aber es erscheint auf den ersten Blick rätselhaft, warum nächst der genauen Ostrichtung auch die Nord- und Südseite stark frequentiert und die dazwischenliegenden Himmelsrichtungen auffallend benachteiligt werden. Die Erklärung ist einfach: Die Tiere streben der Ostseite

zu. Ist diese schon besetzt, müssen sie in irgendeiner Richtung ausweichen. Dabei lassen sie sich nur selten in unmittelbarer Nachbarschaft nieder, sondern rücken zur Wahrung eines größeren „Sicherheitsabstandes“ um rund 90° des Kreisbogens ab

und treffen somit genau auf die Nord- oder Südseite. Wenn wir trotzdem zwei bewohnte Netze nicht selten im Winkelabstand von nur 45° nebeneinander finden, so läßt sich das an Ort und Stelle jeweils aus der situationsbedingten Schwierigkeit eines weiteren Ausweichens oder umgekehrt aus der Begünstigung engeren Zusammenrückens (z.B. durch Nischenbildung zwischen dicker Borke) verstehen.

In dieser Verteilung spiegelt sich im kleinen die aus der Verbreitung im großen abzulesende Hemihygrophilie von *Coelotes*. Die Tiere suchen ein ausreichendes und nicht unbeträchtliches Maß an Bodenfeuchtigkeit, weichen aber der Nässe aus und meiden deshalb die West- und Nordseite der Stämme. Sie entgehen dadurch der Traufe, dem unmittelbaren Zufluß des Regenwassers, das sich auf der Westseite des Stammes bei jedem stärkeren Niederschlag staut und das außerdem vom Netz wie von einem Trichter aufgefangen würde. Es genügt ihnen folglich die schwächere Beregnung oder erst sekundäre kapillare Durchfeuchtung der Ostseite, und es wäre eigentlich zu erwarten, daß sie in trockeneren Zonen weiter westwärts tendieren. Das ist aber nicht eindeutig

Abb. 4. Schemata zur Veranschaulichung der bei Netzanlagen an Baumstämmen bevorzugten Himmelsrichtung. Um den Stammquerschnitt (punktiert) ist das Verteilungsverhältnis der Netze auf die verschiedenen Himmelsrichtungen in Prozent angeordnet ($2\% = 1\text{ mm}$). Oben: großflächige Verteilung über Bestandszonen wechselnder Feuchtigkeit und Belichtung; unten: Verteilung in engumschriebenen Zonen des Bestandsinneren

der Fall, wie folgende Tabelle zeigt, in der die prozentuale Verteilung der in obengenannten Zonen a und b gefundenen Netze auf die verschiedenen Himmelsrichtungen zusammengestellt ist:

Bereich	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW
Trockenere Zone a	22,6 %	16,1 %	22,6 %	9,7 %	12,9 %	6,4 %	9,7 %	—
Feuchtere Zone b	13,6 %	10,6 %	25,8 %	9,1 %	15,1 %	10,6 %	7,6 %	7,6 %

Zwar bemerken wir in der feuchteren Zone b eine etwas stärkere Betonung der Ostseite gegenüber der Westseite als im trockeneren Gebiet, dafür blieb aber hier die Nordwestseite frei, während sie dort ebenso stark frequentiert war wie die Westseite. Eine derartige „Lückenfüllung“ im feuchten Gebiet ist wahrscheinlich auf den hier stärkeren Konkurrenzdruck zurückzuführen. Ob nun die Wahl der Ostseite auf Grund von Feuchtigkeitswahrnehmung oder — was ich für wahrscheinlicher halte — von vorneherein durch polarisationsoptische Peilung erfolgt, ist noch zu untersuchen. Die Wasserkapazität und die Wärmeisolation des Rohhumus sind bekannt. Wie sehr *Coelotes* gerade in diesem Lebensraum, an der Grenze zur tödlichen Trockenheit, auf ihn eingestellt und angewiesen ist, beweist neben dem Verlauf der Wohnröhren seine experimentell nachweisbare Prävalenz dieses Substrates vor ebenso feuchtem Lehm- oder Sandboden verschiedener Körnigkeit (worüber an anderer Stelle berichtet werden wird). Am 7. Juli 1957, dem Höhepunkt der bekannten Hitzewelle, wurden zur gleichen Zeit, als die Temperatur im Schatten eines freistehenden Baumes 38,0° C betrug, im Biotop von *Coelotes* folgende Wärmegrade ermittelt: Am trockenen Biotoprand eine Oberflächentemperatur des beschatteten Sandes von 39,0; an der Oberfläche trockener Nadelstreu 32,0; in 5 Wohnröhren, die an Stämmen angelegt waren und in denen sich Junge befanden, betrug die Temperatur im Mittel nur 20,6° C (Grenzwerte: 20,0—22,0). Trotz der anhaltenden Trockenheit war der Rohhumus der „Bodensockel“ in Stammnähe schon 4—7 cm unter dem Profil von Feuchtigkeit dunkel; doch war diese Feuchtigkeit, wie ich auch während anderer Trockenperioden beobachtet habe, nicht gleichmäßig um den „Bodensockel“ verteilt, sondern stellenweise (wie in vertikalen Streifen) angereichert. Und gerade an solchen Stellen befanden sich die Netze. Unmittelbar daneben war die Austrocknung abschnittsweise tiefer fortgeschritten, und die Temperatur bewegte sich um 26° C. Ich bin mir noch im unklaren, inwieweit die Feuchthaltung des umgebenden Rohhumus auch durch Transpirationsvorgänge seitens des Baumes unterstützt wird. Diese Messungen zeigen, daß die Art in ihrem Biochorion extremer Trockenheit und Hitze, die ihrer Vitalgrenze sehr näherücken, entzogen ist. Weitere gelegentliche Messungen im Biotop zeigten die dämpfende und ausgleichende Wirkung des Rohhumus (wie des Bodens überhaupt) auch gegenüber sinkender Außentemperatur. Da es sich hierbei um bekannte Tatsachen handelt, erübrigt sich die Mitteilung weiterer Meßergebnisse, die als Gelegenheitsmessungen überdies recht nichtsagend sind¹.

¹ Eine kontinuierliche Temperaturaufzeichnung, die aber erst bei gleichzeitiger Durchführung an verschiedenen feuchten Stellen sowie im und über dem Boden aufschlußreich wäre, war mir aus Mangel an geeigneten Registriergeräten noch nicht möglich.

Hinsichtlich der Trockenheitsresistenz von *Coelotes* sei erwähnt, daß er auf die Dauer eine weitgehende Wasserdampfsättigung benötigt, daß aber seine Widerstandsfähigkeit gegenüber niedriger Luftfeuchtigkeit im Vergleich zu anderen feuchtigkeitssuchenden Bodenbewohnern wie *Hahnia helveola* oder *Lithobius forficatus* recht groß ist. Der folgenden Tabelle ist die durchschnittliche Lebensdauer in Stunden (die Grenzwerte stehen in Klammer darunter) von jeweils 6 Alt- und Jungtieren verschiedener Größe in verschiedenen Luftfeuchtigkeitsbereichen (ohne Nahrung und Wasser bei Zimmertemperatur von 18—23° C) zu entnehmen:

Relative Luftfeuchtigkeit	Adulte ♀♀ nach der Eiablage	Inadulte Stadien (6—7 mm lang)	Junge (3—4 mm lang)
Um 75 % (70—80)	131 (39—351)	122 (111—135)	151 (135—183)
Um 50 % (45—60)	93 (70—133)	112 (70—144)	104 (70—133)
Um 30 % (21—40)	40 (22—54)	112 (96—120)	91 (30—112)

Im Vergleich dazu blieb unter gleichen Bedingungen von je drei adulten ♀♀ der Spinne *Hahnia helveola* in den Bereichen um 30 und 50 % relativer Luftfeuchtigkeit keines über 24 Std. bei 70 % keines über 39 Std am Leben. Zwei erwachsene Exemplare von *Lithobius forficatus* haben 30 % Luftfeuchtigkeit nur 4, ein 3. Exemplar 6 Std ausgehalten. Die Resistenz aller Jugendstadien von *Coelotes* ist höher als die der Erwachsenen; während sich aber die Lebensdauer der noch im mütterlichen Netz verweilenden Kleinspinnen mit abnehmender Luftfeuchtigkeit merklich verkürzt, erweist sich die Widerstandsfähigkeit der halbwüchsigen Tiere, die überwintern, in allen Feuchtigkeitsbereichen als annähernd gleich groß.

Bemerkenswert ist ferner, daß die Art in dem beschriebenen Biotop einen relativ lichten Bestand besiedelt, während sie sonst im allgemeinen als Bewohnerin dunkler und feuchter Waldungen gilt (L. KOCH 1868, S. 45: „... immer in ganz dunklen Waldungen“; SAVORY 1926, S. 75). In andersartigen Lebensräumen, die dichten Unterwuchs und eine reichlichere Streudecke aufweisen, insbesondere in Laub- oder Mischwäldern sowie in Fichtenbeständen, erfolgt eine derartige Stammbesiedlung nicht. Dort findet sie auch zwischen den Stämmen die erforderliche Bodenfeuchtigkeit und geeignete Stellen für den Netzbau; auch scheinen ihr die Stämme anderer Baumarten wegen ihrer schwachen Borkenbildungen einen geringeren Anreiz zur Besiedlung zu bieten. In

Buchenwäldern legt sie ihr Netz vor allem in der Laubstreu oder im Moos an; in Fichtenbeständen stecken ihre Wohnröhren bevorzugt beiderseits der flach und weit ausgebreiteten Wurzeln, besonders dort, wo sonst die so fest geschichtete Nadelstreudecke gelockert und aufgebrochen ist. Baumstubben, die mit Moos überwachsen sind oder von denen sich die Rinde abgelöst hat, werden gerne besetzt. Sind sie kernfaul und weisen sie einen zentralen Spalt auf, kann man den Fangtrichter sogar obenauf sitzen sehen. Nur an alten Baumstubben fand ich die Netze bis etwa 60 cm hoch, sonst waren sie immer am Boden angelegt. Eine ganz besondere Vorliebe zeigt *Coelotes* in allen Biotopen für Aufenthaltsorte unter Steinen, wenn diese genügend groß und tief liegend sind und wenn der Boden, dem sie aufliegen, einige Spalten hat. Hebt man aber solche Steine zu Kontrollen öfters auf, werden sie trotz vorsichtiger Ablage nicht nur von den bisherigen Bewohnern verlassen, sondern auch von der nachfolgenden Generation gemieden. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß durch das Aufsetzen der Steine die Zugänge und Kavernen verkleinert, oder die Feuchtigkeitsverhältnisse durch ungenaue Einpassung in das Bodenbett ungünstig verändert werden.

In der Literatur war bisher nur allgemein vom Aufenthalt unter Steinen, in Erdlöchern und zwischen Baumwurzeln die Rede. NIELSEN (1932, S. 119) fand *Coelotes* auch unter loser Baumrinde. Die beschriebene Netzanlage an Föhrenstämmen war offenbar noch nicht beobachtet worden. Alle bisherigen Fundortsangaben beziehen sich eindeutig auf Waldungen besserer Bonität oder auf steinigtes Gelände. Gebietsweise Unterschiede im Aufenthaltsort waren schon BECKER (1895, S. 189) aufgefallen. Er schreibt, daß die Gewohnheiten dieser Spezies je nach der Örtlichkeit verschieden seien. In den bergigen Provinzen Belgiens hat er sie stets unter tiefliegenden Steinen gefunden, in anderen Teilen seines Landes hingegen, insbesondere in der Umgebung von Brüssel, wo Steine selten sind, in Erdlöchern entlang der Wegböschungen in Eichen- und Tannenwäldern.

Meine bisherige Darstellung bezog sich auf die Alttiere. Die Mehrzahl der halberwachsenen *Jungtiere* hingegen hält sich etwa 7—15 cm von den Stämmen entfernt in lockerer Streu auf. Sie finden sich meist in kleinen Gruppen beisammen, und es ist anzunehmen, daß es sich jeweils um Geschwister handelt, die sich vom mütterlichen Netz entfernt haben (in einigen Fällen konnte ich dies verfolgen). Erst als subadulte oder adulte Stadien rücken sie wieder an die Stämme heran.

Zur *Überwinterung* bleiben nur wenige ♀♀ in ihren Wohnröhren, obwohl sich ein Großteil der Netze als recht haltbar erweist und unter Umständen noch im März oder April des folgenden Jahres seine ursprüngliche Form erkennen läßt (allerdings ist das Gewebe alter Netze

sehr porös und in charakteristischer Weise grau oder durch Algenbewuchs grünlich gefärbt). Solche Röhren werden dann unterhalb der Mündung mit Spinnseide verschlossen. Außen verfallen sie und lassen nicht erkennen, daß sie bewohnt sind, innen aber sind sie mit blendend weißer Seide ausgelegt. Die Tiere sitzen zutiefst in einem verlängerten engen Spalt. Die Mehrzahl der ♀♀ und der halbwüchsigen Tiere überwintert 10—15 cm von den Stämmen entfernt im Bereich des „Bodensockels“. Man muß schon die Streu um recht zahlreiche Stämme umgegraben haben, ehe man auf überwinternde Tiere stößt. Findet man aber endlich eines, dann sucht man nach weiteren in unmittelbarer Nähe selten vergebens. Das Auffallende dabei ist aber, daß Alt- und Jungtiere in Gruppen von 4—5 Stück nahe beisammen überwintern. Es handelt sich aber keineswegs um eine temporäre Vergesellschaftung; jedes Individuum bleibt in respektablem Abstand vom anderen, und so verteilen sie sich um einen Baum oder über eine Seite des „Bodensockels“. Auch dabei werden die Ostseite und ganz allgemein relativ trockene Stellen bevorzugt. Die Tiere lassen sich mit erstaunlich sicherem Instinkt gerade dort nieder, wo der Boden im zeitigen Frühjahr zuerst wieder auftaut und wo der Reif in den Kavernen zuerst verschwindet. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, daß dies torfige Stellen sind, an denen der Rohhumus mürb ist und sich mit dem Rechen leicht abheben läßt. Auch sitzen sie gerne dort, wo Beerkraut oder die Wurzeln dürrtiger *Calluna* den Rohhumus durchwachsen und aufgelockert haben. Wo dieser aber von Gramineenwurzeln durchsetzt und verfilzt ist, fehlen sie stets. Die Überwinterung erfolgt erstaunlich flach, nur rund 5 cm unter der Bodenoberfläche. Sie halten sich dabei an der Grenze zwischen dichtem schwärzlichem Rohhumus und der aufliegenden verrottenden Streuschicht oder einem dünnen(!) Moosbelag. Nach Abtragung der Oberschicht fallen sie sofort auf, da sie auf flachen, blendend weißen Gespinstscheiben von 3—4 cm² Fläche sitzen. Noch Anfang März sind sie ziemlich steif und machen nach Freilegung kaum Fluchtversuche. Dagegen laufen die adulten ♂♂ und ♀♀ der winterreifen und kälteresistenten Linyphiide *Bolyphantes crucifer* zur selben Zeit schon sehr heweglich über die Streudecke. Im Fangglas legten sie gleich in der folgenden Nacht Eikokons ab. Auch die kältestarren *Coelotes*-♀♀ begannen, ins warme Zimmer gebracht, gleich in der folgenden Nacht mit dem Netzbau. Im gleichen Stratum überwintert übrigens auch der Käfer *Helops quisquilius*, das Hauptbeutetier von *Coelotes*. Aus der Verteilung ist zu schließen, daß die *Coelotes*-♀♀ zur Überwinterung nicht einfach von ihren Stämmen abrücken, sondern diese verlassen, um besonders günstige, d. h. trockene, gut durchlüftete Stellen aufzusuchen. Die Ansammlung mehrerer Individuen wäre sonach lediglich durch Außenbedingungen gelenkt. Mit dem Netzbau beginnt die Mehrzahl der

♀♀ erst Anfang April, wenn die Lufttemperatur bei Tage schon gleichmäßiger zwischen 15 und 19° C beträgt und wenn die Bodendecke und die Hypneen im Bestande soweit getrocknet sind, daß man sich darauf setzen kann. Nur ganz vereinzelt findet man schon Mitte März Netze (eines habe ich auch Anfang März 1957 schon festgestellt).

Unter der araneologischen *Begleitfauna*, die in Stammnähe lebt und deshalb in erster Linie mit *Coelotes* in Berührung kommen kann, sind folgende Arten hervorzuheben:

Während des Winterhalbjahres lebt *Clubiona reclusa* CAMBRIDGE zahlreich in unmittelbarer Nähe von *Coelotes*. Die vagante Art überwintert in der Streudecke, oft nahe *Coelotes*, ist aber um die Stämme gleichmäßiger verteilt und legt auch bei niedriger Temperatur eine größere Bewegungsaktivität an den Tag als dieser. Im Gegensatz zu *Coelotes* ist sie mühelos durch Siebefänge zu erbeuten. Im Laufe des März rücken die Clubionen an die Stämme, halten sich unter der Rinde auf und besetzen dabei einen höhenmäßig ziemlich scharf abgegrenzten Bereich. Dieser pendelt um das Bodenprofil, also um den Oberrand der „Bodensockel“. Die Tiere gehen teils dicht darüber und geraten dadurch in die *Segestria*-Region (s. unten), teils sitzen sie knapp unter der Streuschicht, soweit dort die Borke noch verhältnismäßig trocken ist. Oft findet man 2 Individuen (auch adulte ♀♀) in gesonderten Wohnge-spin-sten (Wohnröhren) unter dem gleichen Borkenstück dicht nebeneinander. Der Wohnsack des Einzeltieres ist ein ovales, geschlossenes Gespinst, in dem meist Beutetiere (Käfer) hängen. Ende März nimmt die Zahl der Clubionen in Bodennähe ganz plötzlich und deshalb auch sehr merklich ab, und schon gegen Ende des ersten Aprildrittels sucht man die Tiere in Bodennähe vergebens. Sie verbringen das Sommerhalbjahr offenbar in der Wipfelregion. Auch die Lebensweise dieser interessanten Spezies bedarf noch einer eingehenden Untersuchung. Das plötzliche Verschwinden dieser Art engt ihre Verwendung als Untersuchungsobjekte leider stark ein. Es ist eigenartig und vielleicht kein Zufall, daß die Clubionen gerade dann die Bodenregion verlassen, wenn *Coelotes* an die Stämme geht und sich zum Netzbau anschickt. Beiden Arten ist deshalb im Frühjahr wie auch im Herbst nur wenig Begegnungsmöglichkeit gegeben. Der Aufenthaltsbereich von *Segestria senoculata* (L.) befindet sich 3—10 cm über dem Boden, wo die Tiere in natürlichen Spalten und Ritzen oder in Fraßgängen zwischen der Borke ihre kurzen offenen Wohnröhren spinnen. Auch sie scheinen sich hauptsächlich von Tenebrioniden zu ernähren. Segestrien sind den ganzen Sommer über zu finden, ihre Eiablage erfolgt im Juni und Juli (vgl. WIEHLE 1953, S. 28). *Trochosa terricola* THORELL ist in diesem Bestande nur sehr spärlich vertreten. Überwinternde adulte ♀♀ wurden vereinzelt in der Nähe von *Coelotes* gefunden. Zur Zeit ihrer Paarung, die bereits

im April beginnt, ist sie vornehmlich in üppigem Moos zu finden und kann dort vor allem in Moosnetze von *Coelotes* geraten. In Stammnähe zeigen sich nur gelegentlich umherstreifende Individuen. Die beiden kleinen Linyphiiden-Arten *Bolyphantes crucifer* (MENGE) und *Tapinopa longidens* (WIDER), die ich früher nicht an geeigneter Stelle zu sammeln verstanden habe, bevölkern in großer Zahl die Fußregion der Stämme in einer Höhe von 5—20 cm über dem Boden. Sie sind jahreszeitlich gesondert. *Bolyphantes* beherrscht diesen Bereich im zeitigen Frühjahr und schreitet gegen Ende März zur Eiablage. In den Sommermonaten wird sie von *Tapinopa* abgelöst, von der ich Mitte Juli vor der Reifehäutung stehende ♂♂ antraf. Die Paarung findet nach WIEHLE (1956, S. 145) im September statt. Den Eikokon habe ich im Oktober gefunden. Letztgenannte Spezies baut ihre kleinen flachen, schmutzig grauen und deshalb an alte Gespinste erinnernden Deckennetze, deren Form und Farbe WIEHLE (ebenda) beschrieben hat, in die Nischen zwischen dicken Borkenstücken. Sie ist deshalb in viel stärkerem Maße auf Borkenbeschaffenheit und damit Stammdicke angewiesen als *Coelotes*. Die Netzdichte (Zahl der Netze) verhält sich also deutlich proportional zur Stammdicke. In obengenanntem Bereich b wurden vergleichsweise an 38 Stämmen 65 *Coelotes*- und 173 *Tapinopa*-Netze gezählt. Um einen Stamm von 25 cm Durchmesser waren 3 *Coelotes*- und 16(!) *Tapinopa*-Netze gruppiert. Als Kuriosum wurde ein Netz gefunden, das nur 5 cm über dem Fangtrichter von *Coelotes* ausgespannt war. Dabei lauern alle Tapinopen an der Unterseite ihres Netzes hängend und fliehen bei Störung stammwärts. *Bolyphantes* hingegen spannt seine kleinen Netze von den Baumstämmen zu umgebenden Trieben von Beerkräutern oder *Calluna*. Ab Hochsommer gesellt sich zu *Tapinopa* die größere *Linyphia triangularis* (CLERCK), die ihr Netz an Heidekraut und anderen sparrigen Pflanzen anlegt. Die *Coelotes* verwandte *Cicurina cicur* (F.), deren Standortsansprüche sich mit den seinen weitgehend zu decken scheinen (vgl. TRETZEL 1952, S. 100), wurde auch außerhalb der jahreszeitlich gesonderten Fortpflanzungsperiode beider Arten im genannten Biotop nur sehr spärlich und niemals an solchen Stämmen gefunden, die auch nur von einem *Coelotes*-♀ bewohnt waren. Wo sie aber vorkamen, hatten sie ihre Netze meist 10—20 cm von den Stämmen entfernt in „Bodensockeln“ angelegt, die mit einer hochwüchsigen Moosdecke bewachsen waren, unter der sie bevorzugt in Kavernen des aufgelockerten Rohhumus lebten. Sie weben blendend weiße Netze, die nach Wegnahme des Mooses sofort ins Auge fallen. Wiederholt fand ich diese Agelenide am Rande von Ameisennestern (*Lasius spec.*). Vertreter anderer Tiergruppen, die im Biochorion von *Coelotes* vorkommen, werden, soweit sie als Beutetiere in Frage kommen, auf S. 690ff. genannt.

II. Netz und Netzbau

SAVORY (1928, S. 139) hielt das *Coelotes*-Netz für die „simplest form“ des Deckennetztyps. Auch BRISTOWE (1930) war der Ansicht, daß dieses, das er in Form eines Reagensglases mit trichterförmig erweiterter Mündung abbildet, eine Übergangsstufe von der Wohnröhre einer *Segestria*, die statt des Fangtrichters nur einige radiär ausstrahlende Fäden besitzt, zum Deckennetz einer *Tegenaria* mit großem, wohlausgebildetem Fangtapetum darstelle. Der Gedanke BRISTOWES, daß die Weiterentwicklung dieses Netztyps in der zunehmenden Vergrößerung und flächenhaften Ausbildung des Fangbereiches zu sehen sei, ist natürlich richtig, nur scheint mir als Zwischenstufe ein falsches Beispiel gewählt zu sein. Beiden Autoren war offenbar entgangen, daß die ins Auge gefaßte Form eines *Coelotes*-Netzes nicht die bisher erreichte Entwicklungsstufe darstellt, sondern lediglich eine den Raumverhältnissen angepaßte Reduktion. So haben es auch GERHARDT u. KAESTNER (1938, S. 616) aufgefaßt. Alle Bodennetze von *Coelotes* sind auf eine einfache Form reduziert und den gefundenen oder gegrabenen Spalten angemessen, obgleich auch sie nicht so ungegliedert sind wie ein Reagensglas. Schon die Moosnetze sind viel weiter ausgebreitet und verzweigt, doch gestattet dieses Biochorion noch keine Anlage großflächiger Tapeten (Netzdecken). In freier Natur erfolgt diese nur in größeren Hohlräumen unter Steinen (oder in hohlen Baumstubben). Solche Netze sind teils am Boden, teils am Stein befestigt, und wenn man diesen hochhebt, zerreißen sie und fallen zu einem formlosen Gewebe zusammen. Dies ist wohl der Grund, weshalb das *Coelotes*-Netz bisher als so primitiv gegolten hat. Erst in Gefangenschaft entfaltet die Art ihre Gestaltungsfähigkeit in überraschendem Maße; doch sind die Netzanlagen auch im gleichen Käfigraum individuell so unterschiedlich, daß es schwer ist, den Typus zu erfassen.

Jedes großräumig angelegte, ausgebaute Netz hat gleichsam als „Fundament“ ein *Bodentapetum*, einen deckenartigen Gespinnstüberzug des Bodens von sehr unterschiedlicher Dichte. Durch ihn wird zunächst das Substrat leichter begehbar und bewohnbar gemacht. Auch später kommt ihm wohl eine gewisse isolierende Aufgabe zu. Diesem direkt aufgesetzt oder (häufiger) mit 3—10 mm Zwischenraum darüber angebracht ist die U-förmige *Wohnröhre*, die mehr oder weniger gekrümmt ist und eine recht unterschiedliche Schenkellänge besitzen kann. Im rechteckigen Käfig ist sie in der Regel so orientiert, daß ihre Krümmung einer Schmalseite anliegt und die beiden Schenkel ein Stück parallel zu den Breitseiten verlaufen. Ihr Querschnitt ist rund oder oval, nicht selten auch tunnelartig. Ihre lichte Weite ist dem Querschnittsdurchmesser des erwachsenen Tieres in Laufstellung knapp angemessen. Gerne

wird sie unter den abwärts gekrümmten Blättern der Tradeskantien hindurchgezogen, wobei diese als Schutzdach angespannen werden.

Das Mittelstück der Röhre ist zum *Wohnraum* (Wohnung) erweitert, der nur dann, wenn die Erweiterung nischenartig nach einer Seite erfolgt, deutlich abgesetzt ist. In ihn wird die Beute geschleppt; hier wird sie ausgesogen oder abgelegt, und hier findet auch die Fütterung der Jungen statt. Er ist mindestens so breit, daß die erwachsenen Tiere sich ohne seitliche Netzberührung umdrehen können. Umkehr und Richtungseinstellung zur Beute erfolgt in der Regel hier. *Lauerposten* wird aber von den meisten Individuen an der Grenze zwischen Wohnraum und demjenigen Röhrenschenkel bezogen, durch den sie die Tapetum-Mitte am schnellsten erreichen können. Die Tiere schliefen ein Stück von Körperlänge in die Röhre ein, so daß sie bei Alarm von der Gegenseite zur Vermeidung eines Umweges nach einigen Rückwärtsschritten im Wohnraum umdrehen können. In Gefahrenmomenten, beispielsweise beim Zusammenstoß mit Gegnern, können sich erwachsene Tiere aber auch in der Wohnröhre umdrehen und zwar sehr schnell. Sie weiten dazu die Seitenwand vor allem durch Abdomendruck aus. Da die Wohnröhre beiderseits offen ist, finden wir stets zwei *Hauptöffnungen* (Röhrenmündungen). Diese führen auf ein erhöhtes engmaschiges *Netztapetum* (Netzdecke, im Text meist kurz Tapetum genannt), das den ganzen übrigen Raum (etwa $\frac{2}{3}$) des Käfigs ausfüllt. Es ist die stufenlose Fortsetzung des Röhrenbodens und stellt den Fangbereich des Netzes dar. Nicht nur die Größe, auch die Lage des Tapetums ist den Raumverhältnissen angepaßt. In freiem Raum ist es horizontal ausgebreitet oder (in größeren Räumen als in den gewöhnlich verwendeten Käfigen) in der Mitte durchhängend. Befinden sich aber randständige Pflanzen im Käfig, so werden wenigstens seine Seitenpartien hoch- und über die Pflanzen hinweggezogen. Manchmal ist das gesamte Tapetum schräg gestellt (Neigungswinkel 30—40°) und dementsprechend unter Umständen auch die Wohnröhre gekippt. In der Regel wird dann das Tapetum auch in Richtung zur Wohnungsseite noch erweitert, indem von diesem bzw. vom Oberrand der Hauptöffnungen aus über die Wohnröhre hinweg eine zeltartige Netzfläche hochgezogen wird. Da sie über die Triebe und Blätter der eingesetzten Pflanzen hinweggespannen wird, ist sie recht ungleichmäßig gestaltet. Durch sie wird die Wohnröhre im Abstand von einigen Zentimetern nochmals überdacht und geschützt. Ich will sie deshalb kurz das „Dach“ nennen, womit nicht zum Ausdruck kommen soll, daß ich ihm lediglich Schutzfunktion beimesse. Der Zwischenraum zwischen Röhre und „Dach“ sowie die verbliebenen Räume beiderseits der Wohnröhre sind mit unregelmäßigem, grobmaschigem Netzwerk (einer Art Netzgerüst) ausgefüllt, das (wenigstens zum Teil) als Aufenthaltsort für die Jungen, sozusagen als „*Kinderstube*“, bedeutungsvoll wird (vgl. S. 736).

Sehr eigenartig ist, daß in allen Netzen zahlreiche Quarzsteinchen oder Bodenpartikel zu finden sind. Soweit sie sich in Bodennähe befinden, sieht dies wie eine Verschmutzung aus und wäre nicht weiter verwunderlich; doch sind sie auch in den Randpartien hochgestellter Tapeten zu finden. Ich habe mich niemals davon überzeugen können, wie sie dorthin geraten, doch zwingt die Überlegung zu der Annahme, daß sie von den ♀♀ ebenso wie bei der Tarnung des Eikokons aktiv dorthin gebracht werden. Sie sind der Unterseite des Tapetums lose angeheftet oder hängen zum Teil an sehr dünnen, kurzen Fäden herab und geraten bei Netzerschütterungen in Pendel- oder Zitterbewegung. Die Vermutung, daß es sich dabei um Erschütterungsverstärker handeln könnte, durch deren Trägheit sehr kurzfristige Erschütterungsreize zeitlich gedehnt würden, entbehrt noch jedes experimentellen Befundes.

Dieses Grundschema ist stets durch Zusatzeinrichtungen weiter ausgestaltet, die aber recht individuell und vor allem situationsbedingt sind. So zweigen von der Wohnröhre oft Seitengänge ab. Solche *Seitenröhren* führen vor allem (entlang einer oder beider Käfigecken) aufs „Dach“ und beziehen dieses unmittelbar in den Fangbereich ein. Sie werden in der Regel im gleichen Arbeitsgang angelegt wie die Wohnröhre, sind ebenso geräumig und mit einer sorgfältig gesponnenen Mündung versehen wie diese, weshalb eine Unterscheidung in Haupt- und Nebenröhren vermieden wird und die Bezeichnung Seitenröhren nur wegen ihrer meist geringeren Länge und der Abzweigung von der U-Form gerechtfertigt sein mag. Ihre Zahl ist gering (1—2, selten 3—4), wenn genügend Raum für die Anlage eines großen Tapetums vorhanden ist (anders bei Moosnetzen). Ihre Öffnungen werden entsprechend als *Seitenöffnungen* (= seitliche Röhrenmündungen) bezeichnet. Außer den wenigen primär angelegten Röhrenmündungen (also den Haupt- und Seitenöffnungen) weist jedes Netz die meist doppelte bis 3fache Anzahl von *Nebenöffnungen* auf, die sekundär hergestellt sind und bei Bedarf vermehrt werden. Primär- und Sekundäröffnungen entstehen auf grundverschiedene Weise und lassen sich deshalb an ihrer Struktur schon makroskopisch leicht und sicher unterscheiden. Erstere sind von vorneherein eingeplant, werden also bereits im Rohbau angelegt, in langer Kleinarbeit sehr sorgfältig umspinnen und dauerhaft gestaltet. Ihre Ränder sind gleichmäßig gewebt und reißen auch bei Belastung (Dehnung) nicht ein. Letztere hingegen werden erst später bei Bedarf in das fertige Gewebe gerissen. Zu diesem Zweck tastet die Spinne mit den Vorderbeinen flüchtig die Netzfläche ab, an der eine zusätzliche Öffnung entstehen soll, und sucht dabei wahrscheinlich eine weniger dichte Gewebsstelle. Hier beißt sie durch Schließung der geöffneten Kieferklauen ein kleines Loch hinein, das sie dann mit den Vorderbeinen auf „Spurweite“ vergrößert, um sogleich hindurchzuschlüpfen (Abb. 5). Die einzelnen Arbeitsgänge gehen so zügig ineinander über, daß die

Tiere ohne nennenswerte Verzögerung gleichsam „durch eine Wand“ laufen können. Um diese Öffnung entsteht durch Zusammenschieben und wohl auch teilweises Verkleben der Netzfäden eine charakteristische weiße Gewebekante, von der zunächst noch einzelne Fadenenden abstehen, die aber nach wiederholter Benützung des Loches so glatt wird, daß sie vom Uneingeweihten für eine sorgfältig umspinnene Öffnung gehalten werden könnte. Solche Sekundäröffnungen werden häufig als zusätzliche Seitenöffnungen der Röhren, insbesondere der Wohnröhre angelegt, beschränken sich aber keineswegs auf diese, sondern finden sich auch im Tapetum, hier jedoch in der Regel nur am Rande. Gelegentlich geben Beutetiere und Feinde, die in unzugängliche Netzpartien geflüchtet sind, Anlaß zur Schaffung zusätzlicher Öffnungen. In der Mehrzahl aber wird eine solche ohne ersichtlichen Grund bei gelegentlichen Kontrollgängen durch die Wohnröhre angelegt, als sei es der Netzbesitzerin eben „eingefallen“, daß da oder dort eine zusätzliche Öffnung zweckmäßig sei. Ich nehme an, daß sie tastend bemerkt hat, daß das umgebende, lockere und vakuolenreiche Füllgewebe an dieser Stelle Lücken aufwies; denn die Zusatzöffnungen führen auffallend oft in angrenzende Hohlräume, die auf diese Weise erschlossen, mitunter durch Abbeißen einiger Fäden vergrößert werden und als eine Art von „Nebenkammern“ verschiedene Verwendung finden. Manche von ihnen werden ohne ersichtliche Notwendigkeit und ohne erkennbaren Zusammenhang mit dem Familienzuwachs — sie werden nicht zur „Kinderstube“ — später nischenartig ausgebaut oder sogar ein Stück vorangetrieben und zur Wohnröhre zurückgeführt, so daß ein Parallelgang zu dieser entsteht. Die zwischen beiden Gängen stehengebliebene Röhrenwand wird im Laufe der Zeit immer wieder umspunnen, wodurch sie zusammengezogen und verfestigt wird und schließlich wie eine Säule inmitten der erweiterten Wohnräume steht. Die meisten Seitenräume (Nebenkammern) aber bleiben unausgebaut. Die Tiere treten dann nach Verlassen der Röhre auf das grobmaschige Bodentapetum. Ein abseits gelegener unausgebauter Raum dient als *Abfallraum*, den wir in fast allen Netzen finden. In diesen trägt das ♀ nach seiner oder der Jungen Mahlzeit die unverdaulichen Beutereste und wirft sie mit fächernden Palpenbewegungen weg. Flügeldecken, Kopfkapseln, Beine und Segmentringe liegen dort auf einem Haufen. Von manchen ♀♀ wird dazu noch das Bodentapetum aufgerissen, und die Reste werden durch ein größeres Loch auf den blanken Boden geworfen. Die Müllgrube ist also keineswegs eine Erfindung menschlicher Zivilisation. In freier Natur ist die lokale Konzentration der Abfälle meist strenger. In Gefangenschaft lockert sich diese Gepflogenheit, und die „hausfraulichen Qualitäten“ mancher Spinnenmütter lassen in diesem Punkt zu wünschen übrig. Der Unterschied ist aber in der Regel nur der, daß diese die Reste über

mehrere Nischen verteilen. Auch zur Defäkation gehen die Tiere in der Regel abseits, wozu aber von allen Individuen irgendeine Seitennische, nicht nur der Abfallort, verwendet wird. Dieser ist also nicht gleichbedeutend mit „Toilette“. Auch die Jungen begeben sich zur Defäkation an den Rand der „Kinderstube“, wo ihr Kot nach Mahlzeiten in Form kleiner, weißer Tröpfchen nahe beisammenhängt und über eine bestimmte Zone verstreut ist. Durch die Sekundäröffnungen treten die ♀♀ ferner, wenn sie auf den Boden wollen, um ihre Cheliceren

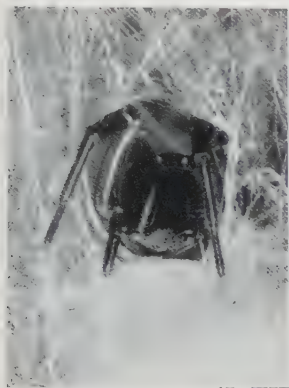


Abb. 5



Abb. 6

Abb. 5. Ein ♀ hat eine Sekundäröffnung in das Netztapetum gebissen und hält ein Knäuel Spinnseide zwischen den Cheliceren. Am Öffnungsrand erkennt man die für Sekundäröffnungen charakteristische weiße Gewebekante. Der helle Fleck unten rechts ist der Eikokon
Abb. 6. Rechts vom ♀, das eine Kleinspinne gefaßt hat, ist eine überflüssig gewordene, mit lockerem Gewebe verschlossene Sekundäröffnung im Netztapetum zu erkennen

zu reinigen (s. Reinigungsbiß, S. 714) oder wenn sie eingeschüchtert sind. In seitliche Nischen ziehen sie sich auch vielfach zurück, nachdem sie die Beute ihren Jungen überlassen haben. Nicht selten werden überflüssig gewordene Sekundäröffnungen wieder mit zartem Gewebe verschlossen (vgl. Abb. 6). Das geschieht aber (soweit ich sah) immer im Rahmen großflächiger Spinnstätigkeit, nicht in Einzelausbesserung. Bei Bedarf wird dann das dünne Verschlußgewebe nicht wieder mit den Cheliceren aufgebissen usw., sondern lediglich mit einem kräftigen, schräg geführten Vorderbeinhieb zerrissen. (Dasselbe habe ich übrigens bei *Hahn timer helveola* und einer Aviculariide beobachtet.) Sind die Tiere in die Enge getrieben, benützen sie solche leicht verschlossenen Stellen zum Flüchten.

Das zunächst meist niedrig angelegte Tapetum kann (auch ohne nennenswerte Beschädigung) später durch ein zweites überbaut werden, so daß gleichsam 2 Stockwerke über dem Bodentapetum entstehen. Dem Beuteeinfall entsprechend wird das obere benützt. Die Wohnröhre wird dorthin verlängert. Fällt Beute vom „Oberdeck“ aufs „Mitteldeck“,

geht ihr die Spinne auf kürzestem Wege nach und beißt dazu eine Öffnung in das obere Tapetum. Ist der zur Verfügung stehende Raum höher als breit, wie dies in Wasser- oder Einweckgläsern der Fall ist, wurden auch 3 Tapeten übereinander beobachtet.

Betrachten wir die *Netzstruktur* mikroskopisch, so sehen wir, daß beispielsweise das Fangtapetum, das dem bloßen Auge dicht und ziemlich gleichmäßig gewebt erscheint, aus einem regellosen Gewirr von Fäden verschiedener Streckung und Dicke besteht (Abb. 7). Wir

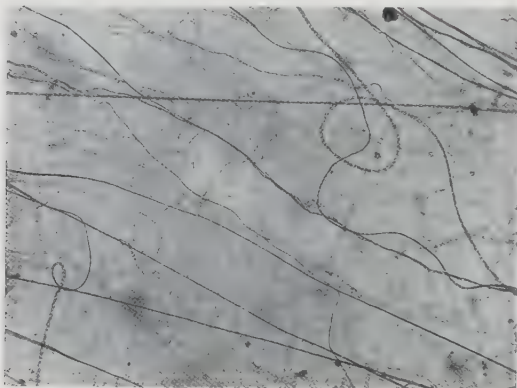


Abb. 7

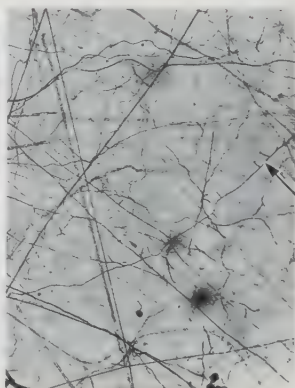


Abb. 8

Abb. 7. Mikrophotographie eines frischen Tapetumüberzugs. 240:1

Abb. 8. Mikrophotographie der älteren, teilweise verpilzten Grundsicht eines Netztapetums. 240:1. An dem durch Pfeil gekennzeichneten Faden stehen die Pilzhyphen wie kurze, am Ende verdickte Seitentriebe

erkennen eine geringe Anzahl dicker Trag- oder Gerüstfäden. Jeder einzelne von ihnen verläuft — soweit er gestrafft ist — gerade; im ganzen gesehen liegen sie aber kreuz und quer übereinander. Auf diese ist eine Vielzahl dünner Fäden gelegt, die meist in Wellenlinien verlaufen und auf eine ungenügende Straffung schließen lassen. Bei genauer Messung der *Fadendicke* (ausgeführt mit Leitz Fluorit-Ölimmersion 114:1 und Mikrometer-Okular 6 $\times$) stellen wir fest, daß beide Stärkengruppen wieder in 2 Untergruppen zerfallen, von denen jede etwa halb so dick ist wie die nächst stärkere Fadensorte. Die stärksten Gerüstfäden, die nur vereinzelt zu finden sind, haben einen Durchmesser von 1,9—2,5 μ ; die der Mehrzahl der Tragfäden messen 1,2 μ ; die Masse der dünnen, gekrümmten Fangfäden ist 0,6 μ stark; dazwischen lassen sich aber noch dünnste Fäden erkennen, die so zart sind, daß ihre Konturen schwer abgrenzbar sind; ihre Dicke schwankt zwischen etwa 0,3 und 0,4 μ . Die starken Gerüstfäden verlaufen von der Anheftungsstelle (an der Käfigwand), an der sie zu der bei Spinnen allgemein bekannten Anheftungs-„Scheibe“ (den „Discs“ englischer Autoren) verbreitert

sind, vielfach eine kurze Strecke als Einzelfäden, verzweigen sich dann dichotom in acht entsprechend dünne Fäden und werden im weiteren Verlauf wieder zusammengeführt (vgl. Abb. 9). Ein im Gebrauch befindliches Tapetum weist eine dickere und dichtere Grundschicht und einen dünnen, lockeren Überzug auf. Jene setzt sich aus mehreren Lagen älteren, verfilzten Deckengewebes zusammen, von dessen Einzelfäden vielfach Pilzhypen wie kurze, am Ende verdickte Seitentriebe abstehen (vgl. Abb. 8); dieser besteht aus einer einschichtigen Lage frischen Gewebes, mit dem das Tapetum von Zeit zu Zeit zur Erhöhung der Fangwirkung „aufgefrischt“ wird (Abb. 7). Der Überzug liegt der Grundschicht nur stellenweise lose auf; im allgemeinen hält er zu dieser einen Abstand von 2—5 mm. Strukturell ist er — abgesehen von der geringen Dicke — nicht anders gestaltet als die Grundschicht und weist insofern keine Besonderheiten auf.



Abb. 9. Verzweigung eines Gerüstfadens

Was ihn aber vor dieser auszeichnet, ist seine Klebrigkeit. Er läßt sich nach ausreichender Berührung an beliebiger Stelle mit dem Finger oder Bleistift mit einem Ruck vollständig entfernen. Klebtröpfchen konnte ich an den Fäden dieser Schicht nicht erkennen. Ich bin mir deshalb noch im Zweifel, ob hier tatsächlich Klebsekret verwendet wird und sonach von einer wirklichen Klebfadenschicht gesprochen werden kann oder ob diese Wirkung lediglich auf einer gewissen Klebrigkeit des reinen Spinnsekretes beruht und deshalb nur von ganz frischen Überzügen erzielt wird. Sie verliert sich nämlich sehr rasch, und der ganze Überzug sinkt nach und nach auf die Grundschicht herab, um mit ihr zu verfilzen. Die erhöhte Fang- oder (zutreffender gesagt) Hemmungswirkung dieses Überzuges liegt auf der Hand (vgl. S. 704). Sie wird meiner Ansicht nach in erster Linie durch seine Bodenfreiheit erzielt und durch die Klebrigkeit noch verstärkt. Von der Möglichkeit einer derartigen Netzverbesserung machen die Tiere jedoch nur im Bedarfsfalle Gebrauch. In freier Natur weisen die kleinen Fangtrichter der Bodennetze sehr regelmäßig einen frischen Überzug auf; in Gefangenschaft hingegen ist der Überzug weniger regelmäßig zu finden, und bei manchen ♀♀ fehlt er fast stets. Die Fertigung eines neuen Tapetum-Überzuges geht — soweit ich feststellen konnte — immer mit einer Verstärkung der Röhrenwände oder mit sonstigen baulichen Verbesserungen Hand in Hand. Die Spinn Tätigkeit allgemein und mit ihr die Verbesserung des Fangbereiches mit Erhöhung der Fangwirkung steht in direktem Zusammenhang mit dem Hungerzustand der Tiere. Die Herstellung des Netzes geht im Vergleich zur Arbeitsweise von Radnetzspinnen nur langsam und etappenweise vor sich. Meine dies-

bezüglichen Beobachtungen beziehen sich allerdings nur auf gefangene Tiere und auf die ausgedehnten Anlagen in den beschriebenen Käfigen. Dazu wurden, vom Beginn des Bodentapetums an gerechnet, im Mittel 3—5 Tage benötigt; die Zeitunterschiede sind selbst beim Individuum groß. Eine Verlängerung der Arbeitszeit auf 7—9 Tage kam öfters vor; eine Verkürzung auf eine Nacht dagegen war selten. Nun muß aber von den längeren Zeiten eine gewisse Eingewöhnungszeit abgerechnet werden, während der die Tiere im Käfig herumlaufen und dabei das Bodentapetum teilweise auslegen; dieses ist jedoch bereits der erste Arbeitsgang und kann deshalb nicht ohne weiteres ausgeklammert werden. Außerdem wird die Netzbautätigkeit bei Tageslicht unterbrochen. Auch diejenigen Individuen, die sich alsbald fleißig ans Werk machen, bringen es in der ersten Nacht in der Regel nur bis zum gerüstartigen Rohbau, und die Fertigstellung des Netzes nimmt weitere 1—2 Nächte in Anspruch. Es blieb mir versagt, die *Herstellung des Netzes* in längerem, zusammenhängendem Arbeitsgang zu verfolgen: denn diese erfolgte nur nachts, bei völliger Dunkelheit und Erschütterungsfreiheit. Das ist in Anbetracht der sonst so geringen Scheu aller Individuen vor Licht und vor den unaufhörlichen Erschütterungen, die schon allein der rege Straßenverkehr hervorrief und die durch Bewegungen im Untersuchungszimmer und insbesondere am Tisch zeitweilig sehr verstärkt wurden, schwer verständlich. Ich habe wiederholt Individuen, die sich gegen Abend baulustig gezeigt haben, mit ihrem Käfig vorsichtig in völlige Dunkelheit gestellt und entsprechende Vorbereitungen getroffen, um sie einige Stunden später bei Blau- oder Rotlicht zu beobachten. Sie hatten inzwischen weitergesponnen, aber sobald ich in ihrer Nähe war, mußte ich stundenlang vergeblich auf die Fortsetzung warten. Manche Individuen, deren Käfige während anderer Versuche am Rande des Tisches standen, begannen gegen Abend sogar schon bei Dämmerlicht spinnend umherzulaufen: aber sobald ich mich ihnen zur genaueren Beobachtung näherte, stellten sie ihre Tätigkeit ein. Die Bauweise konnte demzufolge nur kurzfristig beobachtet und an Hand der etappenweisen Fortschritte rekonstruiert werden. Anfangs laufen die Tiere hauptsächlich den Käfigwänden entlang und lassen aus ihren Spinnwarzen den üblichen Sicherungsfaden austreten, so daß eine breite „Laufspur“ aus vielen parallel laufenden dicken Fäden entsteht. Mehr und mehr überqueren sie dann auch den Mittelteil der Käfige und ziehen diese Fäden kreuz und quer. Sie bilden die Gerüstfäden des Bodentapetums, die allmählich — wieder von außen nach innen fortschreitend — mit Bändern aus dünnen Fäden belegt werden. Größere Flächen, vor allem im Mittelteil der Käfige, können davon frei bleiben. Dann entsteht auf dem Bodentapetum die Primäranlage, der Rohbau. Das Erstaunliche dabei ist, daß nun *die gesamte Netzanlage*

großräumig projiziert und mit wenigen dicken Fäden gleichsam „skizziert“ wird. Alle primären Röhreneingänge sind hier bereits eingeplant und werden durch einige starke Fäden kenntlich gemacht. Ein Gestaltungs-



Abb. 10. Primäranlage einer Röhrenöffnung, die ein adultes ♀ in der 2. Nacht nach dem Einsetzen in den Käfig an dessen Wand (unten) angesponnen hat. 7:1

vermögen, von dem PETERS (1948, S. 109) bei der verwandten *Agelena* spricht, auf Grund dessen das Netz als Produkt aus Bewegungsschema und der jeweiligen äußeren Situation hervorgehe, kommt hier sehr deutlich zum Ausdruck. Die weitere Ausführung des Rohbaues läßt sich im wesentlichen schon der besprochenen Netzstruktur entnehmen. Auf kreuz und quer übereinandergezogene, an Pflanzen und Käfigwänden

befestigte Tragfäden werden breite Bänder dünner Fäden gelegt. Größere Schwierigkeit setzt dem Verständnis die Herstellung der so gleichmäßig erscheinenden Rundung der Röhreneingänge entgegen; denn die Einzelfäden können nicht in gleichmäßiger Krümmung gezogen, sondern lediglich durch Zwischenanheftung abgewinkelt werden. Daß die Primäranlage einer Röhrenmündung tatsächlich nicht rund, sondern unregelmäßig vieleckig gestaltet ist, zeigt Abb. 10. Die Rundung entsteht dadurch, daß die Ecken durch weitere, entsprechend kurze (d. h. in kurzen Abständen angeheftete) Fäden überbrückt und „ausgebügelt“ werden. Daß auch auf diese Weise keine ideale Rundung erreicht wird, ist nur mikroskopisch sichtbar. In unaufhörlichem Weiterschreiten

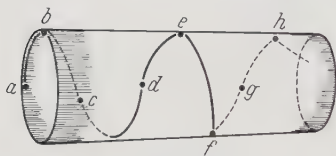


Abb. 11. Beispiel für eine Reihenfolge von Anheftungspunkten der Spinnfäden bei der Herstellung oder Ausbesserung einer Wohnröhre. Die Punkte *a*, *c*, *g* liegen an der hinteren, *d* an der vorderen Röhrenwand. Bei *a* befindet sich die Röhrenöffnung

werden Einzelfäden oder Fadenbänder von Spinnwarzenspreizweite gezogen. Auch am Röhreneingang und im gesamten Röhrenbereich arbeiten die Tiere nicht kreisförmig an einer Stelle, sondern gehen langsam weiter und verteilen die Fäden durch ein charakteristisches Seitwärts- oder Hochschwenken des Abdomens bei gleichzeitiger Drehung um seine Längsachse, so daß seine Ventralseite mitunter fast nach oben zeigt.

Durch Erklettern der Röhrenwand oder durch Weiterlaufen an der Röhrendecke in Hängstellung kann der ganze Raum bestrichen werden. In unregelmäßigen Abständen und in wechselnder Höhe werden die neuen Fäden am bisherigen Gewebe fixiert. Abb. 11 zeigt die Reihenfolge solcher Fixpunkte und läßt an der gekrümmten Linie zwischen ihnen die Schwenkrichtung des Abdomens erkennen. Auch wenn die Tiere ein Fadenband nur über den Röhrenboden ziehen, legen sie es nicht gerade aus, sondern führen es durch Seitwärtsschwenken des Abdomens im Zickzack. Dieses charakteristische Zickzack-Spinnen habe ich schon bei 5 Tage alten Jungen gesehen, wenn sie ein Bodentapetum fertigten. Vielleicht tun sie es sogar noch früher.

Untersuchungen über die Morphologie des Spinnapparates stehen noch aus. Auch konnte ich noch keine völlige Klarheit darüber gewinnen, welchen Spinnwarzen bzw. Spinnspulen (und Drüsen) die verschiedenen Fadensorten entstammen. Ansätze hierzu wurden gemacht, nachdem ich festgestellt hatte, daß die Tiere während des Hitzestupors Spinnstoff sezernieren, der den Spulen entnommen und untersucht werden kann. Nach Fertigstellung ihres Netzes weben viele Tiere an dessen Rand unter fortgesetztem Hin- und Herschwenken des Abdomens eine blendend weiße, dichte, feinfädige Gespinstplatte (Abb. 12). Ich hielt sie zuerst für die Grundplatte des Eikokons, mußte aber in allen Fällen vergeblich

auf die Eiablage warten, die später an ganz anderer Stelle erfolgte. Die Platte findet überhaupt keine weitere Verwendung, auch nicht als bevorzugter Aufenthaltsort, und so bleibt wohl nur die Erklärung, daß hier überschüssiger Spinnstoff abgelagert wurde. Im Hinblick auf die Stabilimente mancher Araneiden und Uloboriden, die ebenfalls auf die Deposition überschüssigen Spinnstoffes zurückgeführt wurden, ist diese Bildung sehr interessant. Der Trieb zur *Netzausbesserung* ist bei erwachsenen Tieren sehr gering. Dies zeigt sich schon in der vielfach ausbleibenden oder nur mit einigen Fäden vorgenommenen Reparation aufgeschnittener Wohnröhren. Auch ausgeschnittene Tapetumstücke blieben tagelang unersetzt. Zerstörte Netzpartien, insbesondere im Wohnungsbereich, erstehen nur selten in ihrer ursprünglichen Form und Größe, sondern werden unter Verwendung erhalten gebliebener Reste in vereinfachter Form bewohnbar gemacht. Beschädigungen am Fangtapetum haben keine sofortige Sonderreparation zur Folge, sondern verschwinden erst mit dem neuen Gesamtüberzug, der oft tagelang und manchmal immer auf sich warten läßt. Dagegen bemerken wir nach Abklappen einer Käfigwand und der dadurch verursachten Verringerung der Netzspannung ziemlich regelmäßig eine Straffung der Anlage durch einige starke Fäden, die vom Tapetum und Dach zu festen Punkten gezogen werden. Der Herstellung von *Freilandnetzen* geht, sofern sie nicht in natürlichen Hohlräumen angelegt werden, eine umfangreiche *Grabtätigkeit* voraus. Diese konnte nur an Käfigtieren beobachtet werden, von denen sie 2 Individuen etwa 10—15 min lang, 3 weitere viel kürzer bei Licht ausgeführt haben. Auch bei dieser Tätigkeit, die in der Regel nur nachts erfolgt ist, zeigten sich die Tiere sehr störungsempfindlich. Im Käfig diente sie lediglich Fluchtversuchen. Die Spinnen gruben nur an den Käfigecken, wo ein tastbarer Spalt zwischen den Glasscheiben verblieben war; außerdem taten sie das nur solange, bis sie eingewöhnt waren und mit den „Aufbauten“ des Netzes begonnen hatten. Nach Fertigstellung des Netzes bestand keine Fluchtgefahr seitens erwachsener Tiere mehr, und man konnte auch seitliche Wände des Käfigs offenlassen, solange er nicht zu stark austrocknete. Im Käfig wurde die Bodenschicht (Rohhumus und Sand) röhrenartig bis zum Glasboden aufgegraben. Die beobachteten Tiere arbeiteten mit schnell scharrenden und sehr fördernden Bewegungen der Vorderbeine, aber ohne sofortige Zuhilfenahme der Cheliceren. Mit diesen wurden erst von einer gewissen Tiefe ab die größeren, zurückrollenden Partikel gefaßt, einzeln herausgetragen und im Umkreis von mehreren Zentimetern regellos verstreut (vgl. Abb. 13). Ein Umspinnen der Bodenpartikel mit anschließendem paketweisen Abtransport, wie dies KURATA (1939, S. 84—85) bei einer grabenden Lycoside beschrieben hat, wurde weder beobachtet noch nachträglich am Fördermaterial festgestellt, was aber

nicht ausschließt, daß dies bei tieferen Stollen geschehen kann. Die Grabweise in dem verhältnismäßig lockeren und flachen Käfigboden läßt wenig Rückschlüsse auf das Vorgehen der Tiere im Freiland zu, wo sie festerem Boden begegnen und 7—10 cm tief graben. Ich habe versucht, auch bei Käfigtieren eine der Netzanlage dienende Grabtätigkeit auszulösen. Dazu wurden einer Reihe von Frischfängen, die im Freiland alle Bodenröhren an Stämmen gegraben hatten, statt der Tradeskantien im Käfig Borkenstücke angeboten. Diese waren zur



Abb. 12

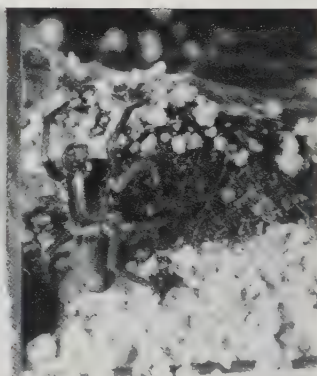


Abb. 13

Abb. 12. Ein ♀ webt nach Fertigstellung seines Netzes an dessen Rand zur Ablagerung überschüssigen Spinnstoffes eine dichte, weiße Gespinstplatte

Abb. 13. ♀ befördert beim Graben eines Loches in einer Käfigecke Sandkörner heraus. Alle auf dem dunklen Rohhumus verstreuten Körner waren von diesem Tier bereits hochgeschafft worden

Vortäuschung eines kleinen Stammes an eine Käfigseite geklebt und ließen zwischen sich einen „verlockenden“ Spalt, der noch zusätzlich durch einen Kanal (mit dem Bleistift gestochen) in den Boden verlängert war. In einzelnen Käfigen war der Boden außerdem durch Auflage von Rindenstückchen, Kiefernadeln usw. höher geschichtet als sonst. Keines von 23 — wenigstens vorübergehend eingesetzten — Tieren grub an dieser Stelle weiter und konnte deshalb auch nicht getastet haben, daß darunter Glasboden kam. Eine Reihe von Tieren wurde sodann nacheinander in größere Glasaquarien (18×18×16 cm) eingesetzt, die ebenso ausgestattet waren, aber eine wesentlich mächtigere und natürlichere Boden- und Streuschichtung (bis 8 cm Höhe) aufwiesen. Auch hier fühlten sich die Tiere nicht zur Anlage von Bodenröhren veranlaßt, und die länger darin belassenen Individuen gaben zu erkennen, daß sie auch einen so großen geschlossenen und mit Luftfeuchtigkeit angereicherten Raum noch als Hohlraum oder Schlupfwinkel „auffaßten“: denn sie füllten ihn mit einer überdimensionalen Netzanlage völlig aus.

Diese interessante Feststellung ist im Grunde nur eine Bestätigung der Beobachtung von NIELSEN (1932, S. 119), daß *C. terrestris* dazu zu neigen scheine, einen Raum so weit als möglich mit Gewebe auszufüllen. NIELSEN hatte dabei allerdings kleinere Räume in natürlichem Biotop ins Auge gefaßt. Es ist noch zu prüfen, von welcher Käfiggröße ab und bei welcher Luftfeuchtigkeit die Herstellung von Bodenröhren erfolgt.

Eine weitere, wichtige Verhaltenseigentümlichkeit trat bei diesen Versuchen zutage: Befand sich statt der Pflanzen (oder zusätzlich zu



Abb. 14

Abb. 14. Der weiße, auffallende Fangtrichter einer Wohnröhre am Fuße eines Kiefernstammes



Abb. 15

Abb. 15. Schräg gestellter Fangtrichter mit eingewebten Nadeln am Fuße eines Kiefernstammes. Rechts davon *Vaccinium*

diesen) ausreichend Kiefernborke an einer Käfigseite, dann unterließen die Spinnen in der Regel die Grabtätigkeit an den Käfigecken. Sie unterließen also Fluchtversuche und gewöhnten sich leichter ein. Nachdem mir dies bei der obenerwähnten Versuchsserie aufgefallen war, habe ich zur Kontrolle nochmals 10 Tiere in Normalkäfige mit Rinde gesetzt. Von diesen hat nur eines ein Loch von halber Bodentiefe in einer Ecke gescharrt. Die Prävalenz von Kiefernrinde ging auch aus experimentellen autökologischen Untersuchungen hervor, über die an anderer Stelle noch berichtet werden wird. Hier sei nur kurz vorweggenommen, daß diese Spinnen im Wahlversuch unter gleichmäßig feuchten Bodenarten (Humus, Lehm, grob- und feinkörnigem Sand) den Humus bevorzugen; ist dieser trocken und der grobkörnige Sand feucht, halten sie sich auf letzterem auf. Wird der Sand in eine feuchte, freie und in eine (durch eingekittete Glasscheiben wasserundurchlässig abgeschirmte) völlig trockene, mit Rindenstücken besteckte Hälfte

geteilt, ist die Mehrzahl der Tiere an der Rinde zu finden und verläßt diese erst kurz vor dem Verdursten.

Unter den Feilandnetzen sind die Baumnetze oder allgemein die Bodenröhren im Vergleich zu den bisher beschriebenen großräumigen Netzen am stärksten reduziert. Die Verkleinerung betrifft sonderbarer-weise hauptsächlich das Fangtapetum, also gerade den Netzteil, der über dem Boden räumlich ungehindert entfaltet werden könnte. Es ist zu einer kleinen runden Gespinstscheibe geworden, deren Ränder um die

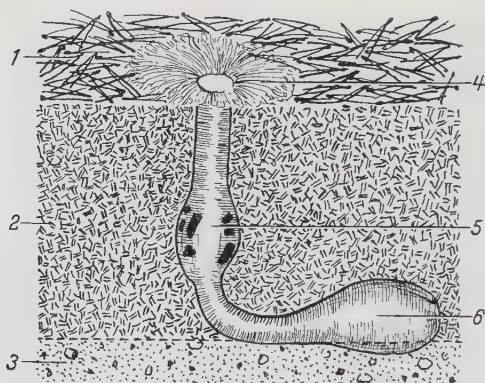


Abb. 16. Schema eines *Coelotes*-Netzes (abgewinkelte Wohnröhre) im Waldboden. 1 Streuschicht; 2 Rohhumus; 3 Sand; 4 Netztapetum (Fangtrichter) mit zentraler Röhrenmündung; 5 Abfallraum mit Beuteresten; 6 Wohnraum

zentrale Röhrenmündung einen mehr oder weniger deutlichen Fangtrichter bilden. An Stämmen ist dieser meist schräg gestellt (Abb. 14 und 15), im freien Boden nach oben gerichtet. Er wird über umliegende Pflanzenteile (Grashalme, Kiefernadeln) gesponnen, ist weiß und auffallend und entbehrt in der Regel einer wirksamen Tarnung, trotzdem vom Baum gefallene Rindenstückchen oder Knospenhüllen anscheinend nicht

weggetragen, sondern übersponnen werden und sich im Gewebe der meisten Trichter finden. Die Wohnröhre, die, wie erwähnt, senkrecht, schräg oder abgewinkelt in den Boden führt, ist je nach Verlauf etwa 8—15 cm lang und im Vergleich zu Käfignetzen eher verlängert als verkürzt. Sie ist aber am anderen Ende geschlossen, wird nicht zum Tapetum zurückgeführt, sondern bleibt im Boden und entbehrt in der Regel weiterer Seitenkammern und Nischen. Die zwei wichtigsten „Räume“ bleiben auch im reduzierten Netz regelmäßig erhalten und werden durch eine deutliche Erweiterung der Wohnröhre geschaffen: Der Wohnraum und der Abfallort (vgl. Abb. 16). Jener liegt zutiefst im Boden am blind geschlossenen Röhrenende, dieser ungefähr in Röhrenmitte zwischen Wohnraum und Mündung (eine gelegentliche Verlagerung erfolgt mehr in Richtung zum Ausgang). Die umgekehrte Lage beider Räume, wodurch der Abfall sozusagen in den hintersten Winkel geschafft würde, mag auf den ersten Blick zweckmäßiger erscheinen; doch machen außer allgemeinen Schutzvorkehrungen vor allem die ökologischen Bedürfnisse der Tiere ihren vorzugsweisen Aufenthalt im innersten Bereich verständlich. Die Beutereste werden, damit sie

nicht herunterfallen oder beim Durchlaufen der Röhre hinderlich sind, stets sorgfältig und dicht übersponnen (was dieselben Tiere in Gefangenschaft meist unterlassen) und können im Abfallraum ringsum in mehreren Schichten hängen. Hier findet der Untersucher eine aufschlußreiche „Speisekarte“, von der im nächsten Abschnitt die Rede sein wird. Durch vorsichtiges Freilegen der Röhren läßt sich feststellen, daß die frische Beute tatsächlich im Wohnraum ausgesogen wird und daß der Abfallraum nicht gleichzeitig der Speiseraum ist, wenngleich hier nicht selten einzelne hungrige Junge an den Resten gefunden werden. Eine abgegrenzte „Kinderstube“ suchte ich vergeblich. Immer fand ich die Jungen am Boden des Wohnraumes, dicht zusammengedrängt um die Mutter sitzen. Falls die Möglichkeit überhaupt besteht, daß sie in das dichte Wandgespinnst schlüpfen, scheinen sie davon keinen Gebrauch zu machen. Übrigens ist das ganze Röhrengespinnst zwar dicht, aber glatt, stoffartig zusammenge-

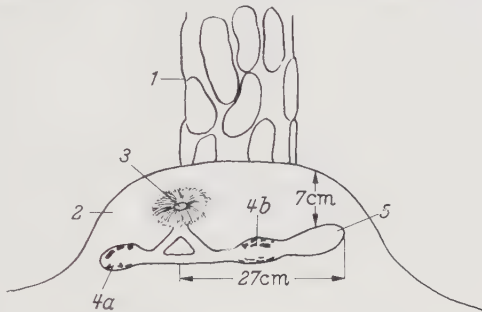


Abb. 17. Ausgedehnte Netzanlage mit gegabelter Eingangsröhre und 2 Abfallräumen mit Beuteresten (4a und b) in einem „Bodensockel“ (2). 1 Kiefernstamm; 3 Röhrenmündung mit Fangtrichter; 5 Wohnraum

preßt und stark durchfeuchtet. Die meist sehr raumsparende Netzanlage im Boden läßt auf erhebliche Schwierigkeiten beim Graben schließen. Deshalb folgen die Gänge gerne den bereits vorhandenen Spalten zwischen Kiefernrinde, den Fraßgängen von Käfern, die ziemlich tief führen, oder gelegentlich auch der Unterseite starker *Calluna*-Sprosse, welche die Streudecke heben. Die Röhre eines halbwüchsigen Tieres führte sogar direkt in den Nestgang eines bevölkerten Ameisenbaues (*Myrmica*)! Nur in „Bodensockeln“, die ausnehmend locker geschichtet sind, werden die Anlagen erweitert. Das wurde aber nur vereinzelt beobachtet. Die umfangreichste Wohnröhre, die ich gefunden habe, ist in Abb. 17 wiedergegeben. Darin befanden sich 2 Abfallräume und ein gegabelter Eingang, der bei Moosnetzen nicht selten zu finden ist. Die Fangtrichter erzielten bei entsprechender Richtung außer der üblichen Alarm- und Hemmungswirkung des Tapetums tatsächlich eine Trichterwirkung und leiten vom Stamm fallende Käfer in die Röhre, wovon ich mich mehrfach überzeugen konnte. Der Versuch, die Röhren vollständig aus dem Boden zu ziehen, mißlingt nicht nur wegen ihrer Form, sondern auch deshalb, weil sie am umgebenden Erdreich fest angesponnen sind.

Das Tapetum der *Moosnetze* ist ebenso wie das der *Baumnetze* zu einem Fangtrichter reduziert und über die Spitzen der Moospflänzchen gebreitet. Dagegen ist die Wohnröhre, wie schon erwähnt, vielfach mehr oder weniger verzweigt. Nicht selten gabelt sich der Eingang, und die beiden Schenkel sind wie in Abb. 17 durch einen Quergang, von dem nach verschiedenen Seiten Blindgänge abzweigen, in Form eines Dreieckes verbunden. Nur einmal fand ich ein Moosnetz mit 2 Hauptöffnungen nebeneinander, die beide trichterförmig angelegt waren und 2 Netze vortäuschten. Auch Moosnetze weisen Wohn- und Abfallraum auf. Die *Männchen* bauen im Freiland wie in Gefangenschaft dieselben und nicht minder umfangreichen Netze. Alle Individuen bewegen sich normalerweise in horizontal verlaufenden Netzteilen an der Oberseite des Netzes, nicht nach Linyphiiden-Art an der Unterseite hängend. Die Netze selbständiger *Jungtiere* finden sich in der Regel 7—15 cm von den Stämmen entfernt in locker geschichteter Streu oder im Moos. Es sind entsprechend enge, oft stark verzweigte und in geringer Tiefe erweiterte Röhren, denen aber der äußere Fangtrichter fehlt. Ihre Fangweise ist mir unbekannt.

III. Beute und Beutefang

Die ersten von mir in Pflege genommenen Individuen wurden, bevor ich die genügende Arten- und Stückzahl in Frage kommender Beutetiere aus dem Biotop zur Durchführung von Nahrungswahlversuchen beschafft hatte, mehrere Male mit Mehlwürmern gefüttert, die auch andere, ganz auf Fluginsekten eingestellte Spinnenarten gerne annehmen (vgl. TRETZEL 1955). Als ich ihnen dann Käfer anbot, ließen sie diese nach kurzer Betastung laufen, so daß der Eindruck entstand, diese würden als Beuteobjekte ausscheiden. Um so überraschter war ich, in Freilandnetzen fast nur Reste derselben Käferart zu finden, die in Gefangenschaft abgelehnt worden war. Die Versuchstiere waren durch die fetten, leicht zu fassenden Larven so „verwöhnt“ und hatten so wenig Hunger, daß sie offensichtlich die Mühe scheuten, die hartgepanzerten Käfer zu überwältigen. Erst wenn ich den Frischfängen zuerst Käfer anbot oder sie nach einer Mehlwurmfütterung genügend lange hungern ließ, fielen sie auch über diese her. Die Beobachtung ist deshalb erwähnenswert, weil sie lehrt, wie vorsichtig man bei der Beurteilung derartiger Nahrungsauswahlversuche sein muß; sie läßt außerdem darauf schließen, daß Käfer, obwohl sie die Hauptnahrung darstellen, nicht gleichzeitig die „Lieblingsnahrung“ bedeuten, die allem anderen vorgezogen würde. Der Unterschied zwischen Bevorzugung und Vorliebe ist in der Ernährungsbiologie ebenso zu beachten wie in der Ökologie. Der Beutekreis von *Coelotes* umschließt fast alle Tiere seines Biotops, die sich in der Größenordnung zwischen einer Milbe und einer

Maus bewegen, und es ist schneller gesagt, welche er grundsätzlich ablehnt als welche er verbissen angreift. Abgelehnt werden Diplopoden, Isopoden, Nacktschnecken (in der Regel) und kleine Wirbeltiere (Molche). Auszuklammern sind auch Spinnen und Chilopoden, die eine Sonderbehandlung erfahren und nur unter bestimmten Umständen getötet werden. Die Hauptbeute der in unmittelbarer Nähe von Kiefernstämmen lebenden Individuen bildet der 8—11 mm große schwarze Käfer *Helops quisquilius* STRM. (Abb. 19 und 20) aus der Familie Tenebrionidae (Schwarzkäfer), der in Kiefernwäldern allgemein häufig ist und in dem beschriebenen Biotop sehr zahlreich auftritt. Dazukommt, daß sich der Käfer auf das Biochorion von *Coelotes* konzentriert. Er lebt unter Kiefernrinde, fertigt ausgedehnte längsverlaufende Bohrgänge zwischen den Borkenlamellen und hält sich bevorzugt um das Bodenprofil auf, teils 5 cm darunter, zwischen feuchter, vermorschender Rinde, teils bis 7 cm darüber. Hier sind das ganze Jahr über Imagines zu finden. In den Sommermonaten (ab Juli) fand ich Käfer auch in Mannshöhe und darüber. Ende Oktober sah ich sie besonders zahlreich. Sie waren sehr aktiv und saßen dicht beisammen. Ihre Überwinterung erfolgt, wie erwähnt, an den gleichen Stellen wie die von *Coelotes*. Die Larven, die im Frühjahr besonders zahlreich in Erscheinung treten, leben im Rohhumus. Auf die Biologie des Käfers wurde kein weiteres Augenmerk gelenkt. In der entomologischen Literatur habe ich bisher vergebens nach speziellen Angaben über seine Lebensweise gesucht, obwohl er als Schädling nicht ganz bedeutungslos zu sein scheint. In Gefangenschaft wird der Mehlkäfer *Tenebrio molitor* aus der gleichen Familie trotz seiner Größe ebenso angenommen und überwältigt. Die Nahrung der moosbewohnenden stammfernen Individuen bilden statt dessen hauptsächlich Carabiden, und zwar in erster Linie *Synuchus nivalis* PANZ., ein 6—8 mm langer, braunschwarzer Laufkäfer mit gelben bis orangefarbenen Beinen, und der 9—12 mm große, schwarze *Bothriopterus oblongopunctatus* F. In entfernterem Bezirk wurden an einer Stelle, wo üppiges Moos auch alle Stämme umwachsen hatte und deshalb nur Moosnetze vorkamen, 25 davon makroskopisch untersucht und außer zahlreichen Carabiden der erstgenannten Art und 7 Coccinelliden, 1 *Hylobius abietis*, Myrmicinen, Reste zweier Individuen von *Trochosa terricola* (Geschlecht ?) sowie eine Reihe Kleininsekten gefunden. Im beschriebenen Biotop habe ich etwa 40 Baumnetze makroskopisch untersucht. Außer *Helops* bzw. Carabiden und verschiedenen Käferlarven erkennt man in den Abfallteilen der Netze vor allem Ameisen (meist Myrmicinen, in geringerer Zahl auch andere kleine Arten), Dermapteren (*Chelidura*), einzelne Curculioniden, und etwa in jedem 3.—4. Netz die schön gefärbten Elytren der 7—8 mm großen Coccinellide *Paramysia oblongoguttata* L., die auf Kiefern lebt, neben kleineren Vertretern dieser

Familie (beispielsweise *Myrrha octodecimguttata* L., 3,5—5 mm). Abgesehen von verschiedenen, jeweils zu Klumpen zusammengesponnenen und schwer ansprechbaren Kleininsekten, die aber substanzmäßig nicht ins Gewicht fallen, bilden die genannten Hauptbeutetiere für die meisten *Coelotes*-Individuen eine recht einseitige Nahrung. Ganz allgemein ist die „Speisekarte“ der Moosbewohner abwechslungsreicher als die der Stammbewohner.

Außer den makroskopischen Untersuchungen wurden die Abfallräume von 6 Baumnetzen und 7 dazwischenliegenden Moosnetzen, die alle wegen ihres besonders reichlichen Inhalts aufgefallen waren, mikroskopisch untersucht. Die Zusammenstellung der Ergebnisse (Tabelle 2, S. 693) zeigt nicht nur die Richtung an, in die sich der Beutekreis in diesem Biotop ausdehnt, sondern läßt auch ersehen, mit welchem verhältnismäßig geringen Nahrungsquantum eine ganze Spinnenfamilie auskommt. Dabei ist zu bedenken, daß es sich jeweils um „Höchstsätze“ handelt; denn alle untersuchten Netze wurden im Herbst gesammelt, nachdem sie von den Jungen und ♀♀ bereits verlassen worden waren. Das Nahrungsquantum bezieht sich also mindestens auf die Zeit von der Eiablage bis zum Ableben des ♀ und stand diesem für etwa 6 Monate sowie mindestens 40 Jungen für rund 1 Monat zur Verfügung. Außerdem habe ich zur Untersuchung nur Netze mit reichhaltigen Nahrungsresten herangezogen.

Die Beutelisten sind an Hand der eingesponnenen Beutefragmente mühsam rekonstruiert und schließen Fehlbestimmungen und zahlenmäßige Irrtümer nicht aus. Nur selten bleiben die Hartteile der Beutetiere soweit beisammen, daß ein Individuum ohne weiteres erkennbar ist. Selbst die Extremitäten sind vielfach nicht gliedweise zerlegt, sondern noch weiter zertrümmert. Oft sind die Kleinteile von 2 Käfern zusammengesponnen, und diesen Ballen sind weitere Klumpen kleiner Bruchstücke fest angeheftet. Da deshalb selbst eine sehr ungefähre Gesamt-rekonstruktion von Individuen in der Regel unmöglich ist, müssen nach Zerpflückung und Aufschwemmung aller Reste die jeweils haltbarsten Teile jeder Beuteart angepeilt und als Grundlage für die quantitative Bestimmung verwendet werden. Bei Myrmicinen ist dies beispielsweise die Stachelpartie des Thorax, bei Käferlarven die Kopfkapsel, bei Schmetterlingen sind es die Fühler und bei Ohrwürmern die Zangen. Von den Käfern bleiben die Elytren erhalten, und weil von diesen die rechten und linken unterscheidbar sind, lassen sie — paarweise geordnet — eine sichere Bestimmung der Individuenzahl zu. Blieben ein einzelner bzw. zwei gleichseitige Deckflügel übrig — die Partner sind vermutlich aus dem Netz geworfen worden — ist dies mit (+1 bzw. +2) gekennzeichnet, was besagen soll, daß sehr wahrscheinlich noch die entsprechende Zahl von Individuen dazugerechnet werden darf. Soweit von einer Beuteart nur so wenig zu finden war (beispielsweise lediglich einige Sternite einer großen Insektenlarve), daß berechnete Zweifel aufkamen, ob die Spinne wirklich das ganze Tier erbeutet hat, ist die Zahl in Klammer gesetzt. Da in Anbetracht der sehr verschiedenen Größe und Panzerung der Beutetiere weder die Stückzahl noch das Gewicht Auskunft über die Nahrungsmenge gibt, wurde von entsprechenden Anteilsberechnungen abgesehen.

BRISTOWE (1939) erwähnt in seiner umfangreichen und sehr speziellen Übersicht über die Nahrung der Spinnen *Coelotes terrestris* bzw. *atropos* im Zusammenhang mit folgenden Beutetieren:

Beutetart	In Baumnetzen						In Moosnetzen					
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Tenebrionidae: <i>Helops quisquilius</i>	7 (+ 2)	5	7 (+ 1)	11	4	10	2 (+ 1)					
Carabidae: <i>Synuchus</i> , <i>Bohriopterus</i> und andere mittelgroße Arten .		2		1		2 (+ 1)		3	1	3 (+ 1)	2	2
kleinere Carabiden (unter 7 mm)		2		1	1	1	2		2		1	2
Große Coccinellidae (<i>Paranysia</i>)		1			1						1	
Kleine Coccinellidae (<i>Myrrha</i> u. a.)				1								
Große Käferlarven (über 1,5 mm)	1		1		1	(1)					1	
Kleine Käferlarven (unter 1,5 mm)			2			8	3-4		10	2		1
Curculionidae: <i>Hyllobius abietis</i>					1							
kleinere Arten							1					
Dermapteroidea: <i>Chelidura</i>							1	1				
Lepidoptera (Eule = E oder Puppe = P) . .	1 P					1 P	3 E					1 E + 1 P
Hemiptera: verschiedene kleine Arten . .	1							1			1	
Pentatomidae												
Diptera: große Musciden								1				
kleine Dipteren									1			
Tenthredinidae: Kokon einer <i>Diprion</i> -Spec.	1											
Formicoidea: <i>Myrmica</i> spec.						1	37	9	15	6		6
andere kleine Arten				1								
Undeterminierbare Köpfe verschiedener kleiner Insekten	4	3		6	4				20			5-6
Araneae: <i>Trochosa terricola</i> (Geschlecht ?) .							1					1
Micryphantidae gen. spec.								1				
<i>Coelotes terrestris</i> , adultes ♀						1						
Exuvien von <i>Coelotes</i> -Jungen		4				20	zahlr.	2		30		14
Exuvie eines <i>Coelotes</i> -♀, vorletztes Stadium	2	1	1		16							

Fraß von: Plecopteren (*Chloroperla torrentium*). Dipteren (größere und schwerere Arten von Brachyceren und Cyclorhaphen), Crustaceen („sandhoppers“, wohl *Talitrus*), von Käfern (Cerambyceiden) *Grammoptera ruficornis*.

Ablehnung von: *Chrysopa carnea* (Neuroptera), *Thalera aestivaria* (Lepidoptera), *Aspilota nervosa* (Ichneumonoidea), *Lagria hirta* (Lagriidae), *Olisthopus rotundatus* (Carabidae), *Porcellio* (Isopoda).

Unter den Käfern fehlen die Tenebrionidae, und bei den Carabidae (S. 308) ist *Coelotes* nicht erwähnt. Dagegen bemerkt BRISTOWE (S. 272), daß Käfer, die von vielen Spinnenarten selten gefressen werden, in der Nahrung anderer einen wichtigen Posten zu bilden scheinen und nennt hier neben *Atypus* und *Ciniflo* auch *Amaurobius* = *Coelotes*. Die quantitativen Studien über die Nahrung der Spinnen von BILSING (1920) wirken nicht sehr überzeugend; denn danach würde *Coras medicinalis*, der die hier behandelte Art in den USA vertritt und früher zur Gattung *Coelotes* gestellt wurde, zwar Orthopteren, Hemipteren und Dipteren, aber keine Lepidopteren, Hymenopteren, Coleopteren u. a., nicht einmal Mehlwürmer, fressen.

Die nachfolgenden Beobachtungen wurden alle an gefangenen Tieren gemacht.

Sehr interessant ist der *Käferfang*, der auch bei anderen käferfressenden Spinnenarten — *Eresus niger* (BERLAND 1922, GERHARD 1928, NIELSEN 1932, NØRGAARD 1941, WIEHLE 1953), *Ciniflo*-Arten (CLOUDSLEY-THOMPSON 1955), *Atypus* (BRISTOWE 1941) — noch nicht näher beschrieben ist. Hier geht es vor allem um die Frage, wie die Spinnen die hartgepanzerten Objekte töten und wie sie sie aufschließen. Ihr Vorgehen erscheint, solange man nur einzelne Angriffe auf verschiedene Käferarten beobachtet hat, als ein recht planloses Zugreifen. Nach längerem Studium aber findet man doch ein „System“ heraus, bei dem Erfahrung eine nicht unbedeutende Rolle zu spielen scheint. Art und Ort des Zugriffes richten sich in hohem Maße nach der Beweglichkeit der Objekte. Alle Carabiden sind nicht nur an sich gewandtere Tiere, die sich durch schnelle — vor allem seitliche — Ausweichbewegungen dem Zugriff zu entziehen versuchen, sondern kommen auch auf dem Tapetum müheloser vorwärts als die Tenebrioniden (*Helops*, *Tenebrio molitor*). Der Angriff auf diese konzentriert sich deshalb von vornherein mehr auf die Durchdringung des Panzers, während jene zuerst einmal festgehalten werden müssen, was an sehr verschiedenen Stellen geschieht. Deshalb wirkt der Angriff auf erstere planmäßiger und „gekonnter“, obgleich der auf letztere eine größere Geschicklichkeit erfordert.

Beim Angriff auf *Tenebrioniden* (in seiner typischen Weise) springt *Coelotes* — vielfach in kurzen, satzweisen Etappen — zum Käfer, erfaßt — mit den Vorderbeinen blitzschnell über ihn hinweggreifend — seine abgewandte Seite und reißt ihn mit einem Ruck herum, so daß er auf dem Rücken liegt. Abb. 18, ein Schnappschuß, gibt ein eindrucksvolles Bild davon. Haltung und Beinstellung dieses Tieres sind charakteristisch für den „Stand“ vor jeder lebenden Beute, solange diese nicht ausrei-

chend gelähmt und die Situation noch nicht geklärt ist (vgl. auch Abb. 32). Die drei vorderen Beinpaare werden weit nach vorne genommen, umschließen wie ein Fangkorb das Opfer oder umgreifen gleichsam tastend das Geschehen. Die 3. Beine dienen als vordere Standbeine, die Paare 1 und 2 bleiben locker, werden zum Teil etwas gehoben und für den Bedarf frei gehalten. Die Hinterbeine sind weit zurückgestellt. Durch sie wird der Angriffsschwung am Ziele gebremst und in Gefahrenmomenten ein ruckartiges Zurückweichen vom Gegner ermöglicht. Der Vorderkörper



Abb. 18



Abb. 19

Abb. 18. Typische Stellung eines ♀ im Moment des Zugriffes. Das Opfer — ein Mehlkäfer — ist soeben auf den Rücken geworfen worden. Im nächsten Augenblick erfolgt der Biß

Abb. 19. ♀ speichelt einen getöteten Schwarzkäfer (*Helops*) ein. Die Cheliceren sind gelockert, die rechte Klaue ist herausgezogen. Der Speichelstrom ist — vom Blitzlicht erhellt — als weißer Strich zwischen den Cheliceren zu erkennen

ist wartend erhoben, die Cheliceren sind gespreizt, ihre Giftklauen halb ausgeschlagen; sie werden erst im Moment des Bisses ganz ausgeschwenkt. Erst wenn das Opfer weitgehend gelähmt ist und der Einspeichelungsakt begonnen hat, werden die Beine wieder gleichmäßiger über die Unterlage verteilt. Wiederauflebende Bewegungen der Beute, aber auch Störungen von anderer Seite, beantwortet die Spinne sofort mit Heben eines oder beider Vorderbeine (Abb. 22), die dann oft lange erhoben bleiben. Solange die Beute mit den Cheliceren gehalten werden kann, werden die Beine eigenartigerweise nicht zur Unterstützung herangezogen. Bei photographischen Aufnahmen erlaubt also allein die Beinsetzung der Spinne sichere Rückschlüsse auf die jeweilige Phase der Fanghandlung und den Lähmungsgrad des Beutetieres.

Sofort nach der Umdrehung des Käfers setzt *Coelotes* die ausgeschlagenen Klauen seiner weit geöffneten Cheliceren am Abdomen des Käfers an und streicht mit ihnen durch wechselndes Schließen und Öffnen der

Cheliceren ein paarmal über die Sternite. Meist hakt eine Klaue sofort zwischen 2 Sterniten fest; die andere wird noch solange hin- und herbewegt (oft 5—10mal), bis auch für sie ein intersegmentaler Angriffspunkt gefunden ist. Sitzt dieser Zangenangriff, ist das Schicksal des Käfers bereits besiegelt. Hilflos schlagen seine Beine in der Luft, und das Opfer macht gar keine Anstalten, mit diesen die Cheliceren des Räubers wegzustemmen. Die Spinne spritzt Gift ein, dessen Wirkung aber bei Käfern und Käferlarven minutenlang auf sich warten läßt. Erst

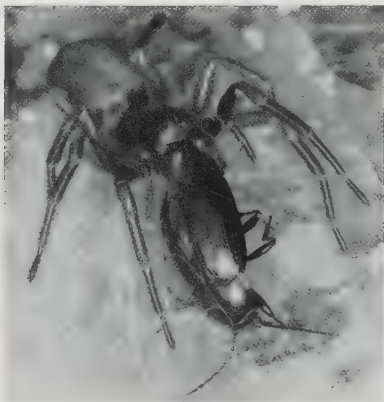


Abb. 20



Abb. 21

Abb. 20. *Coelotes* hat einen *Helops* von hinten gefaßt und erweitert dessen Elytrenspalt durch Einsetzen seiner keilförmigen Cheliceren

Abb. 21. Nachdem diese Spinne mit kräftigen Bissen den Thorax eines Mehlkäfers vom Abdomen (links davon) abgetrennt hat, schiebt sie eine Chelicere in das Bruststück und bearbeitet es gesondert. Sie steht am Rande des Bodentapetums

nach etwa 8—10 min werden die Bewegungen des Opfers merklich schwächer. Dann lockert die Spinne den Griff, zieht eine (später beide) Chelicerenklaue ganz oder teilweise heraus (hält sie aber so, daß sie bei Bedarf sofort wieder eindringen kann; Abb. 19) und ergießt Verdauungsssekret auf die Sternite, das auch in die Wunden eindringt. Dabei tritt — mit Lupenvergrößerung deutlich sichtbar — die „Pharynxpumpe“ in Tätigkeit, doch lassen sich Einspeichelungs- und Saugphase nicht unterscheiden. Abb. 19 läßt den Speichelstrom, vom Blitzlicht erhellt, als weißen Strich zwischen den Cheliceren deutlich erkennen. In kurzer Zeit ist das Tapetum ringsum von Sekret durchnäßt. Die Elytren des Käfers, die vordem fest angezogen waren und einen Zugriff von der Rückenseite verwehrt haben, klappen als Folge des Lähmungszustandes auf. Nun hat die Spinne Zugang zu den weichhäutigen Tergiten und erweitert den Elytrenspalt durch Einsetzen einer der keilförmigen Cheliceren (Abb. 20); doch setzt die weitere Erschließung der Beute, die gewöhnlich erst in der Wohnröhre erfolgt, nicht regelmäßig

an deren Körperende an. Häufig trennen die Spinnen durch kräftige Bisse zuerst den Thorax vom Abdomen (aber nie den Kopf vom Thorax!), schieben dann, wie Abb. 21 zeigt, eine Chelicere tief in diesen hinein und speicheln das Bruststück (nach geeigneter Drehung) gesondert ein bzw. saugen es aus. Das Abdomen wird vor oder nach der Thoraxbearbeitung meist von der Rückenseite her durch kräftige Kaubewegungen bearbeitet und dabei oft so zermalmt, daß die Spinne an einem wirren Knäuel von Sterniten, Hinterbeinen und Körperinhalt saugt, während der Vorderkörper und die auseinandergeklappten Elytren noch unbeschädigt geblieben sind (Abb. 22). Letztere fallen bald ab und werden nicht weiter verwertet (höchstens saugt einmal ein Junges kurz an ihrer Einlenkungsstelle), weshalb sie unversehrt die Abfallräume zieren. Manchmal wird ein Käfer auch von hinten gefaßt, vor allem dann, wenn er dem Rande des Tapetums zustrebt; aber nur selten gelingt es den Spinnen, am ungelähmten Tier die Elytren zu öffnen. Sie halten ihn dann nach Möglichkeit solange fest, bis seine Beinbewegungen vorübergehend langsamer werden, lassen dann los und gehen ihn blitzschnell von der Seite an. Einmal riß eine Spinne, der es gelungen war, unter die Flügeldecken zu kommen, einem Mehlkäfer den Enddarm heraus. Die Freilegung des übrigen Darmes besorgte der Käfer selbst durch seine Flucht. Als der Darm bald maximal gestrafft war und die Spinne den Käfer daran wie an einem Strick hielt, lief dieser ein Stück im Kreis herum. Da ging die Spinne dann doch aufs Ganze und tötete den Käfer. Der Darm lag noch anderntags auf dem Tapetum.

Auch beim Fang von *Carabiden* versucht *Coelotes* diese auf den Rücken zu werfen, doch führt die Umdrehung größerer Laufkäfer um ihre Längsachse seltener zum Erfolg als die um die Querachse, wodurch sie hintübergekippt werden. Der Verhaltensunterschied der Spinne den Vertretern beider Käferfamilien gegenüber ist meines Erachtens kein grundsätzlicher; er ergibt sich, wie oben schon erwähnt, nur aus der größeren Wendigkeit der *Carabiden*, vielleicht auch aus anderen, mir nicht ersichtlichen Momenten (flacherer Bau, engerer Zusammenschluß der Sternite). Ehe die Spinne deren Breitseite attackiert hat, wenden sie ihr schon den Rücken zu und stürmen weiter. Sind die Cheliceren am Rücken abgeglitten, faßt die Spinne den Davonstrebenden mit seitlichem Zangengriff eine Weile am Thorax; aber ihre Klauen können nicht eindringen, und der Käfer entwindet sich durch eine seitliche Schwenkung. Nun überholt ihn die Spinne, faßt ihn von seitlich-vorne abermals in der Brustregion und versperrt ihm im „Handgemenge“ mehr und mehr den Weg. Ihren anschließenden Versuch, ihn hintüber zu kippen, zeigt Abb. 23. Hier umfaßt sie seine Körpermitte mit dem rechten Palpus (in anderen Fällen geschah dies mit einem Vorderbein, wie weitere Aufnahmen zeigen) und drückt seinen Vorderkörper mit ihren

Kiefern, die einerseits am Sternum, andererseits am Thoraxrand angesetzt sind, hintüber. Bei genauerer Betrachtung der Abbildung, auf der sich die dunklen Körper der Ringenden leider nur undeutlich voneinander abheben, sind der zurückgebogene Kopf und Thorax des Käfers zu erkennen. Liegt der Laufkäfer auf dem Rücken, stellt sich die Spinne mit hochgezogenen Palpen so über ihn, daß sich ihre gespreizten Cheliceren über der Furche zwischen Thorax und Abdomen des Opfers befinden. Dann wartet(!) sie, bis der Käfer — vermutlich um wieder auf



Abb. 22



Abb. 23

Abb. 22. Ein ♀ hat das Abdomen eines erbeuteten *Helops* durch Kaubewegungen so zermalmt, daß es an einem Knäuel von Sterniten, Hinterbeinen und Körperinhalt saugt, während der Vorderkörper und die auseinandergeklappten Elytren des Käfers noch unbeschädigt geblieben sind

Abb. 23. ♀ kippt einen Carabiden hintüber, indem es mit dem rechten Palpus seine Körpermitte umfaßt und mit den Cheliceren seinen Vorderkörper nach hinten drückt

die Beine zu kommen — sein Abdomen nach unten schlägt und fährt mit ihren Giftklauen in die entsprechende Panzerlücke. Abb. 24, die leider einen Moment zu früh aufgenommen wurde, zeigt gerade den Beginn der Abdomensenkung. Zu diesem sonst recht glücklichen Schnappschuß ist noch zu bemerken, daß die Spinne geradezu einen Jongleurakt vollbracht hat: sie warf den Käfer am steil abfallenden Tapetum mit großem Schwung um, sprang ihm ein Stück nach, um ihn am Abrutschen zu hindern, und hielt ihn ohne Zuhilfenahme der Beine dadurch fest, daß sie mit dem Sternum seinen Kopf aufs Tapetum preßte, während sein Abdomen frei in die Luft ragte! Der *sichere* Biß in die „entblößte“ Stelle wurde wenigstens 30mal beobachtet, und es ist mir völlig rätselhaft geblieben, wie die Spinne diese Lücke überhaupt perzipiert, da ich nie gesehen habe, daß sie mit den Palpen danach tastet. Nicht in jedem Falle erfolgt die Überwältigung der Carabiden in der geschilderten Weise durch „Hintüberkippen“; doch werden bei ihnen als Angriffs-

punkt von vorneherein seltener die Abdominalsternite als vielmehr die Furche zwischen Thorax und Abdomen gesucht. *Coelotes* führt seine Angriffe auf Käfer mit großer Wucht und Verbissenheit. Auch vor großen Carabiden, wie beispielsweise *Carabus nemoralis*, der mit seinen 20—26 mm Körperlänge weit größer als der Angreifer und selbst ein Räuber ist, schreckt er nicht zurück. Er springt diese an, daß ihre Beine einknicken und wirft sie bisweilen sogar auf den Rücken. Das Abgleiten seiner Kiefer ist mit einem deutlich wahrnehmbaren Knacken



Abb. 24



Abb. 25

Abb. 24. Dieses ♀ drückt einen auf den Rücken geworfenen Carabiden mit dem Sternum auf das schräge Tapetum, um dann, wenn dieser sein Abdomen nach unten bewegt, die Giftklauen in die entstehende Panzerlücke zwischen Thorax und Abdomen zu schlagen

Abb. 25. *Pterostichus vulgaris*, den hier ein ♀ am Röhreneingang getötet hat, war der größte Carabide, der von Käfigtieren überwältigt wurde. Mit den Beinen I und II links, welche die Endglieder beider Antennen betasten, mit dem am Abdomenende angesetzten Bein III rechts und den auf beiden Körperhälften ruhenden Palpen kontrolliert die Spinne die letzten Zuckungen ihres Opfers

verbunden, und in Einzelfällen dauerten solche Kämpfe 5 und 8 min! Aber keine der rund 40 herbeigeführten Begegnungen endete mit der Überwältigung eines so großen Käfers. Die Spinnen fanden nicht sogleich Panzerlücken, und es fehlte ihnen an Kraft, die großen Tiere längere Zeit zu halten. Die größten Carabiden, die von Käfigtieren überwältigt wurden, waren *Pterostichus vulgaris* L. (13—17 mm) (Abb. 25) und *Pterostichus oblongopunctatus* (9—12 mm); der größte Tenebrionide: *Tenebrio molitor* (bis 16 mm); jedoch fand ich in Freilandnetzen die grünschillernden Flügeldecken einer größeren Carabus-Art (wahrscheinlich *C. nitens*, etwa 20 mm). Es ist sehr verwunderlich, daß selbst große Carabiden sich beim Angriff der Spinne nicht zur Wehr setzen, sondern alle ihr Heil in der Flucht suchen. Sie bewegen zwar heftig ihre Kiefer, was vielleicht auch mit dem Ausspucken von Verdauungssaft zusammenhängt, richten sie aber nicht gegen die Spinne.

Hylobius abietis L. (über 10 mm lang) wurden von gekäfigten Spinnen zwar angegriffen, aber nicht überwältigt (4:12, d. h. Versuche mit 4 Hylobien, die 12 *Coelotes*-♀♀ aufs Netz gesetzt wurden). Reste dieser Käfer habe ich jedoch vereinzelt in Freilandnetzen gefunden. Die Hylobien besitzen sehr harte, dichtschießende Panzer und bewegen sich von allen hier genannten Käferarten am gewandtesten und erschütterungsärmsten auf dem Netz.

Interessant und im Vergleich zur Behandlung ins Netz geratener Spinnen (vgl. S. 715) sehr aufschlußreich ist das Verhalten gegenüber *Coccinelliden*. Während Spinnen, wenn sie ruhig sitzen bleiben, nach kurzer Betastung von *Coelotes* in der Regel wieder ungehindert ihres Weges gehen dürfen, haben Käfer mit der gleichen Methode kein Glück. Zu den Fütterungsversuchen habe ich fast nur die 7—8 mm große Art *Paramysia oblongoguttata* L. (12:13), die von *Coelotes* auch im Freiland erbeutet wird, herangezogen. Aufs Netz gesetzt, bleiben die Käfer eine Weile unbeweglich sitzen und suchen dann zu entlaufen. Sobald sie das Herannahen der Spinne bemerken, verharren sie regungslos und ziehen ihre Beine und Antennen in Vertiefungen der Körperunterseite zurück. Die Spinnen betasten sie, stehen dann einige Zeit wie unschlüssig davor, betasten sie wieder und setzen schließlich doch zu einem Biß an, dem viele weitere folgen. Die *Coccinelliden* lassen sich fassen, umdrehen und werfen; sie bleiben bei alledem bewegungslos und scheinen auf ihr Wehrsekret zu „vertrauen“. Die Angriffe waren alle sehr langwierig, weil die Giftklauen an den glatten, abgekapselten *Coccinelliden* immer wieder abglitten, und 4 Spinnen gaben die Bemühungen schließlich auch auf. Es gelang mir, einen etwa 16 min dauernden Kampf in einer Serie von 14 instruktiven Farbaufnahmen festzuhalten. Diese lassen täuschungsfrei erkennen, an welchen Körperstellen des Käfers die Spinne ihre Giftklauen ansetzte. Nach vergeblichen Versuchen, von oben oder von der Seite beizukommen, erfolgte der tödliche Biß schließlich wie bei Carabiden auf der Ventralseite zwischen Thorax und Abdomen. Durch die vorhergehenden Mißerfolge war die Spinne so in Erregung geraten, daß sie einmal, als ein Pflanzenstengel zwischen sie und die Beute geraten war, diesen versehentlich zwischen die Chelicerengrundglieder nahm und quetschte, ohne es sogleich zu merken. Die Klauen blieben, wie ein Photo zeigt, frei. Später, als abermals ein Stengel im Wege stand, biß sie mit den Klauen hinein, und es ist nicht ausgeschlossen, daß dies ein Reinigungsbiß war (vgl. S. 714).

Die abschreckende Wirkung von *Wehrsekreten*, über die bekanntlich Carabiden, *Coccinelliden* und *Staphyliniden* verfügen, erwies sich als sehr gering und blieb auf Einzelfälle beschränkt, obwohl — das sei ausdrücklich betont — keine der zu solchen Fütterungsversuchen herangezogenen Spinnen vorher einen längeren Nahrungsentzug erfahren hatte.

Seltsamerweise habe ich noch niemals Reste von *Staphyliniden* in Freilandnetzen feststellen können, obwohl mehrere Arten dieser Käferfamilie zahlreich im Biotop vorkommen und ihre Reste an der Elytrenform, bei einzelnen sogar an der lebhaften Orangefärbung sofort zu identifizieren wären. Gegen die Annahme, daß dies ausschließlich auf ihr Wehrsekret zurückzuführen sei, spricht die Beobachtung, daß von gekäfigten Spinnen die aus dem *Coelotes*-Biotop gehalten Exemplare von *Tachyporus* spec. (6 Stück), dem etwa 10 mm langen, schwarzen *Philonthus fuscipennis* M. (12 Individuen) sowie — aus anderem Biotop — von *Aleochara* spec. (8) und *Astilbus canaliculatus* F. (4) fast alle auf Anhieb erlegt wurden. Die Käfer wurden in den Thorax gebissen, worauf sich bei *Philonthus* der Hinterleib ein paarmal S-förmig krümmte, und fanden einen schnellen Tod. Auch große *Elateriden* (*Agriotus lineatus*), die Anfang Juni im *Coelotes*-Biotop zahlreich umherfliegen, suchte ich in Freilandnetzen vergebens. Im Labor wurden 4 Exemplare von ebenso vielen Spinnen getötet. Die Käfer ließen sich — auf dem Rücken liegend — minutenlang von den Spinnen betasten, ohne hochzuschellen. Erst als sie gefaßt wurden, machten sie von ihrem Schnellmechanismus Gebrauch, der sie aber auf dem nachgiebigen Tapetum nicht hochschleuderte. Die Spinnen wurden (bis auf eine) dadurch, daß der Thorax des Käfers im Leerlauf weiterschnellte, während sie sein Abdomen festhielten (oder umgekehrt), zunächst irritiert und erfaßten abwechselnd die bewegliche Hälfte. Nach mehrfachem Hin und Her bissen sie schließlich in die „Taille“ und injizierten ihr tödliches Gift, bis zu dessen Wirkung der Vorderkörper der Käfer weiter nach unten „schnappte“. Auch *Canthariden* (*Cantharis fusca* L., 12—14 mm) wurden angenommen (3:3) und als „Weichkäfer“ mühelos getötet.

Käferlarven stellen eine Art „Lieblingsnahrung“ dar, durch welche die Spinnen, wie ich zu Beginn dieses Abschnittes schon erwähnt habe, leicht „verwöhnt“ werden, und man hat den Eindruck, daß sie in die dicksten und fettesten Exemplare mit dem größten Behagen hineinbeißen. Beim Angriff auf Mehlwürmer, den ich natürlich weitaus am häufigsten gesehen habe, tritt eine eigenartige und höchst interessante Bißweise am deutlichsten zutage. Selten faßt die Spinne gleich beim ersten Biß fest und dauernd; in der Regel gehen diesem langen Biß, dem Lähmungsbiß, 1—2 kurze, blitzschnell ausgeführte und oberflächliche Bisse voraus, die aber zum Teil schon kleine Wunden durch Klaueneinstiche verursachen; denn beim Drücken der Larve treten an diesen Stellen Flüssigkeitströpfchen aus. Die kurzen Bisse werden in eindeutiger Weise gegenüber all den Beutetieren angewandt, die einen Zugriff mit wurmartiger Körperkrümmung beantworten (also Larven von Käfern und Schmetterlingen; Regenwürmer. — Lithobien und andere Chilopoden aber bilden eine Ausnahme). Kürzere und in sich

weniger bewegliche Objekte werden in der Regel sogleich definitiv gebissen. Auch beim Kampf mit Käfern sieht man kurze Bisse; doch läßt sich hier schwer beurteilen, ob ihre Kürze auf eine Reaktionseigenart oder lediglich auf ein Abgleiten der Kieferklauen zurückzuführen ist. Wenn eine Käferlarve nicht gerade bewegungslos liegenbleibt oder der Spinne ihr Hinterende zukehrt, trifft der erste kurze Biß meist die Brustregion. Das erklärt sich daraus, daß die Spinne der stärksten Netzerschütterung zustrebt, in diesem Falle also der Stelle, wo die Larvenbeine im Netz arbeiten. Auf diesen Biß hin schlägt die Larve die hintere Körperhälfte herum; beißt die Spinne kurz dorthin, zuckt wieder die vordere. Damit hat die Angreiferin gleichsam die Dimensionen oder — wahrscheinlich zutreffender gesagt — das lokomotorische „Zentrum“ abgetastet. Der nächste Biß sitzt „zielsicher“ in der mittleren Körperpartie und wird mit solchem Nachdruck ausgeführt, daß sogleich der Fettkörper herausquillt. Nicht immer ist er definitiv, aber jedesmal dauert er wenigstens $\frac{1}{2}$ min. Er wird nur dann unterbrochen, wenn das injizierte Gift seine Wirkung nicht gleichmäßig auf den Gesamtkörper ausübt. Bewegt sich eine Körperhälfte noch nach einiger Zeit stärker als die andere, beißt die Spinne in diese nach und bleibt dort. Wird in ein Körperende eines fast gelähmten Opfers durch vorsichtige Nadelbewegungen wieder „Leben“ gebracht, erfolgt dort der Nachbiß. Hält man das Hinterende einer Larve im Augenblick des Zugriffes fest, beschäftigt sich die Spinne nur mit der vorderen Körperhälfte und umgekehrt. Oft bleiben die Käferlarven, die ja ebenfalls die Netzerschütterungen wahrnehmen, bei Annäherung des Feindes regungslos liegen. Dann „stutzt“ die Spinne bisweilen einen Moment und betastet das Opfer, setzt aber dann doch zu einem kurzen Biß an und bringt dadurch augenblicklich wieder Leben in dasselbe. Ein adultes ♀, dem am 13. 3. der größte Teil seiner Trichobothrien am 1. und 2. Beinpaar entfernt worden war, griff erst am 2. 4. wieder Beute an. Bis dahin hatte es als Netz lediglich ein grobmaschiges Gerüst angefertigt. Nach sehr zögernder Annäherung an einen kleinen Mehlwurm versuchte es 7 min lang diesen zu überwältigen, was ihm aber nicht gelang. Dabei biß es abwechselnd nach der vorderen und hinteren Körperhälfte, immer nur kurz und oberflächlich, im ganzen etwa 20mal. Jedesmal wurde es durch die heftige Krümmung der unbetroffenen Körperhälfte irritiert und fand den entscheidenden Punkt nicht. Im Laufe seiner Bemühungen streckte es das 2. Beinpaar, von dem etwas weniger Trichobothrien entfernt worden waren, als Ersatz für das erste immer weiter nach vorne. Zur Prüfung der optischen Orientierung legte ich eine Mehlwurmattrappe aus Plastilin zwischen Larve und Spinne. Sie betastete die Attrappe nicht einmal, sondern folgte nur den Netzerschütterungen durch die Larve, die schließlich entkam. Diese Spinne war nie mehr in der Lage, lebende Beute zu überwältigen und mußte mit abgetöteten Tieren ernährt

werden. Sie starb erst am 29. 6. — Ich halte diese kurzen Bisse für *Orientierungsbisse*, die in erster Linie (vielleicht sogar ausschließlich) der Feststellung von Bewegungs-„Schwerpunkten“ dienen. Es ist denkbar, daß es bei ihnen weniger auf den unmittelbaren, über die Chelicerenklauen empfangenen Tasteindruck ankommt als darauf, das Opfer zu möglichen Abwehrbewegungen zu veranlassen, die mit Hilfe der Extremitäten direkt oder indirekt über das Netz getastet werden. Die kurzen und langen Bisse der Kreuzspinne, die zuletzt von PETERS (1931 und 1933) eingehend untersucht und diskutiert wurden, scheinen eine andere Bedeutung als die von *Coelotes* erlangt zu haben. Ein Vergleich der Fanghandlung beider Arten wird dadurch erschwert, daß die Kreuzspinne mit dem Einwickeln der Beute einen Teil der Aufgabe ersetzt, die dem langen Biß von *Coelotes* zukommt, nämlich das Festhalten der Beute. Vielleicht erklärt sich gerade aus dieser Verbesserung der Fangtechnik bei der Kreuzspinne der Bedeutungswandel der Bisse.

Als Beispiel für die Fanghandlung von *Coelotes* und die Giftwirkung beim Opfer seien die Beobachtungsnotizen beim Angriff eines subadulten ♀ (C) auf einen doppelt so langen Mehlwurm (M) in Stichworten wiedergegeben.

M aufs Tapetum gelegt, kriecht. C greift sofort an: zwei kurze Bisse (erst in vordere, dann in hintere Körperregion), der dritte in Körpermitte ist definitiv. C hält M trotz ausnehmend heftiger Körperkrümmungen, die meist wellenförmig in der Längsachse verlaufen, zwischendurch aber auch um diese rotieren. Nach 5 min erlahmen Krümmungen, nach 6 min nochmaliges starkes Aufbäumen, dann 10 sec Bewegungslosigkeit (B), 10 sec Krümmungen (K), 17 sec B, 9 sec K, 9 sec B, 32 sec K, 4 sec B, 2 sec K, 10 sec B, 11 sec K, 8 sec B, 7 sec K, 8 sec B, 2 sec K, 20 sec B, dann keine Krümmungen mehr, nur noch schwache Zuckungen. Nach insgesamt 10 min keine sichtbaren Bewegungen mehr. Nach 11 min angestrengter, aber vergeblicher Versuch von C, den im Netz verwickelten M wegzuziehen. 1 min später nochmaliger Transportversuch, dann Chelicerenlockerung. Nach 12½ min (Gesamtzeit) Loslassen und erneuter Biß in Körpermitte, daraufhin Nachbiß in hintere Körperhälfte, worauf M sich nochmals stark krümmt. Wieder Biß in Körpermitte, auf den M nicht reagiert. Dann Biß ins Kopfbende: zuerst starkes Zucken, dann heftiges Krümmen von M. C läßt los, geht zurück, hält Vorderbeinkontakt mit M; streicht dann Palpen kurz und wackelt mit Cheliceren. Geht nach genau 15 min mit einigen Spinnbewegungen zur 3 cm entfernten Röhrenmündung, bleibt dort 5 min lang sitzen, putzt langsam die Palpen. Kehrt dann zur Beute zurück, beißt in Kopfbregion und beginnt einzuspeicheln. M rührt sich nicht mehr. Nach insgesamt 27 min Eintragen des M, was nun auf Anhieb gelingt, und Weitersaugen an derselben Stelle. Nach 29 min drei letzte, schwache Krümmungsbewegungen des M. Lange Nahrungsaufnahme. Nach 45 min Ablassen vom M, kurzer Rundgang in Wohnröhre, ausgiebiges Putzen von Palpen und Extremitäten.

Weitere Angaben über die Dauer der Lähmungsphase und anderer Teilhandlungen des Beutefanges finden sich im 2. Teil dieser Arbeit, wo sie in anderem Zusammenhang von Bedeutung sind. Die Tötung von Käfern dauert kaum länger als die ihrer Larven.

Die *Fangwirkung des Netztapetums* darf nicht überschätzt werden. Seine Bedeutung als „Tastfläche“ für die Weiterleitung von Erschütterungsreizen sowie als adäquate Laufbahn für die angreifende Spinne halte ich für größer als seine bewegungshemmende Wirkung auf Beutetiere. Zum Lauf über eine Netzstrecke von 5 cm auf 8 Tage altem Tapetum benötigten 5 Laufkäfer (*Pterostichus*) Zeiten zwischen 4,4 und 4,6 sec; zur gleichen Strecke auf rauhem Fließpapier 3,8—4,6 sec; auf Perlön 1,8—2,4 sec. Ebenso viele Individuen von *Helops* legten dieselbe Strecke auf dem Netz in 2,4—9,4, auf Fließpapier in 2,6—3,2 sec zurück. Die Bewegungsbehinderung durch Netzflächen mit frischem, klebrigem Überzug ist selbstverständlich stärker; ein längeres Hängen- oder gar Steckenbleiben von Käfern oder anderen Beutetieren aber habe ich auch hier nur wenige Male beobachtet. Letzteres ist dann meist eine Folge des ersteren: bleibt ein größerer Käfer mit einem Bein in einer Fadenschlinge hängen, verlagert er, um es loszureißen, sein Körpergewicht auf die Extremitäten der anderen Seite und drückt diese (zunächst wenigstens teilweise) durch die Netzdecke hindurch. Um sie freizubekommen, stemmt er die Beine der Gegenseite aufs Tapetum und bricht mit diesen ein. Schließlich steckt er eine Zeitlang mit allen Extremitäten im Netz und liegt mit seiner Körperunterseite der Netzdecke auf. Durch abwechselnden Gebrauch der Extremitäten beider Seiten kann er sich aber doch bald wieder hochschieben und aus dieser peinlichen Situation befreien — zu seinem Unglück, möchte man sagen; denn solange nur seine Rückenseite zugänglich war, bot er der Spinne keine geeigneten Angriffspunkte. Erst wenn er wieder freidasteht, kann sie ihn umwerfen. Daraus läßt sich folgern, daß diese Art und dieser Grad der Festhaltung gar nicht der eigentliche Zweck des Fangtapetums sein kann. Käferlarven haben sich, jedoch nur sehr vereinzelt, in frischem Tapetumüberzug so verwickelt, daß sie schließlich nicht mehr von der Stelle kamen. Nur in solchen Fällen wäre strenggenommen die Bezeichnung „Fangtapetum“ voll gerechtfertigt. Ein frischer Überzug wird in Gefangenschaft seltener angelegt. In Freilandnetzen mag er die verringerten Ausmaße der Fangfläche, dazu das geringere Nahrungsangebot bis zu einem gewissen Grade kompensieren, und es ist bekannt, daß die Spinnen in erster Linie durch Hunger zur Spinn Tätigkeit und damit zur Verbesserung ihrer Fanganlage angeregt werden.

Dipteren werden in geschlossenem Käfig, wo sie immer wieder aufs Netz zurückprallen, schnell und gewandt gefangen. Dabei greifen die Spinnen den abfliegenden Insekten mit den Vorderbeinen in die Luft nach und führen sogar kurze Sprünge nach ihnen aus. Ihren Erfolg beim Dipterenfang beweist die Möglichkeit, sie von einem bestimmten Alter an mit Fliegen aufziehen zu können. Meine Zuchttiere fingen bereits

kurz nach der 2. Häutung, 3 Wochen nach Verlassen des Eikokons. Drosophilen. Bis zu 4 Jungspinnen sogen dann an einer Fruchtfliege. Wenige Tage später erhaschten einzelne von ihnen schon Dipteren von 5 mm Körperlänge. Stubenfliegen zeigten sie sich erst nach der 5. Häutung voll gewachsen; vorher hatten sie auf deren Bewegungen phobisch reagiert. — *Lepidopteren* (Angebot von etwa 30 Noctuiden sowie einer Reihe von Tagfaltern) werden trotz ihrer ungestümen Flügelschläge, die sehr heftige Netzerschütterungen hervorrufen, ohne Zögern scharf angegriffen und — soweit sie erwischt werden — schnell getötet. Nach dem kurzen Kampf sind Netz und Spinnen mit Flügelschuppen dicht bedeckt. Die Jungspinnen laufen dann an den Flügeln der eingetragenen Beute hinauf und herunter, ehe sie irgendwo eine Futterquelle finden. — Von *Schmetterlingsraupen* werden sogar die dichtbehaarten Spinner- und Bärenraupen ohne Zögern angenommen (Abb. 26). Das ist in forstwirtschaftlicher Hinsicht bemerkenswert. — Ein noch ungeklärtes Rätsel geben die *Schmetterlingspuppen* auf. Reste davon fand ich wiederholt in Freilandnetzen, zwischen den eingesponnenen Beuteresten. Es handelte sich in erster Linie um Puppen der Forleule (*Panolis flummea*), die auch in der Streudecke rings um die Netze zu finden waren. Einzelne Puppenhüllen waren sogar noch zu $\frac{2}{3}$ erhalten und schlossen jeden Zweifel daran aus, daß es sich um Schmetterlingspuppen handelte und daß sie von den Spinnen selbst eingetragen worden waren; doch ist die Frage noch ungeklärt, wie die Spinnen ihrer habhaft geworden sind. Ich kann mir nur wenige Möglichkeiten denken: entweder waren die Spinnen beim Graben ihrer Erdröhren auf sie gestoßen oder haben die Puppen, als diese sich vielleicht durch Eigenbewegung an die Röhrenwand des fertigen Netzes geschoben haben, nach Öffnung des Gespinstes gefangen. Ich bin über die Ortsbewegung dieser Puppen nicht genügend orientiert und konnte diesbezüglich in der Literatur noch keine befriedigende Auskunft finden. Versuchsweise legte ich eine Reihe von Puppen in anfangs geschlossenen, später offenen Petrischalen teils auf feuchtes Fließpapier, teils auf feuchte Torfplatten und markierte ihren Lagepunkt. Noch nach 8 Tagen, während der die Substrate völlig ausgetrocknet waren, lag die Mehrzahl der Puppen auf der gleichen Stelle, und nur einzelne von ihnen hatten ihre Lage um wenige Millimeter verändert. Dieser Befund schließt jedoch keineswegs aus, daß sich Puppen anderer Entwicklungsstadien (z. B. vor dem Schlüpfen) aus dem Puppenbett durch die Lücken der Streuschicht aufwärts schieben. Dabei könnten sie an die Röhrenwand geraten. Es ist aber weiterhin fraglich, ob sie dabei die nötigen Erschütterungsreize verursachen würden, die die Spinnen zur Öffnung ihrer Röhrenwand veranlassen könnten. Daß die Puppen infolge ihrer Eigenbeweglichkeit von außen her auf das Tapetum geraten und dort wie andere Beutetiere gefangen werden, halte ich für

ausgeschlossen. Zur Untersuchung der grundsätzlichen Frage, ob die Spinnen die Puppen überhaupt als etwas Genießbares erkennen und ob sie deren Hüllen durchzubeißen vermögen, habe ich der Reihe nach 18 *Coelotes*-♀♀ (meist mit Jungen) je eine Puppe vorsichtig und möglichst erschütterungsfrei aufs Netz gelegt. Eine Puppe hat, sobald sie auf dem Netz lag, ihr Hinterende mehrmals zuckend hin- und herbewegt. Sie wurde von *Coelotes* sogleich angegriffen und nach kurzer Betastung, die sie mit weiteren Zuckungen beantwortete, gebissen, eingetragen und



Abb. 26



Abb. 27

Abb. 26. Auch behaarte Schmetterlingsraupen werden von *Coelotes* ohne Zögern gebissen

Abb. 27. Beim Biß in eine Schmetterlingspuppe dringen die Giftklauen in Intersegmentalhäute ein

ausgesogen. Beim Biß (Abb. 27) drangen die Chelicerenklauen in Intersegmentalhäute ein. Wie beim Biß in die Unterseite von Käfern wurden die weit geöffneten Giftklauen bei ihrer Schließung über die Puppenhülle gestreift. Die eine Klaue fand intersegmental sogleich Halt, die andere wurde noch wenige Male schnell hin- und herbewegt, bis auch sie zwischen 2 Segmente eindringen konnte. Eine zweite, zunächst ruhig daliegende Puppe zuckte schwach, als sie von einer anderen Spinne betastet wurde. Sie teilte das Schicksal der ersten. Die übrigen 16 Puppen aber waren noch nach 48 Std unversehrt, einige davon vielleicht sogar unbemerkt. Zur Mehrzahl von ihnen haben sich die Spinnen noch vor meinen Augen hinbegeben — sie hatten sie vermutlich an der Netzbelastung wahrgenommen —, sie aber nach teilweise eingehender Betastung, auf welche keine zuckte, liegengelassen. Die Wirkung chemischer Reize, die von den Puppen ausgehen, scheinen demnach gering zu sein; denn die Bewegung eines Beuteobjektes ist an und für sich keine unbedingte Voraussetzung für dessen Annahme durch die Spinnen. Aufs Netz gelegte Fließpapierstreifen, die mit dem Körpersaft eines

Beutetieres getränkt sind, werden so regelmäßig gefunden und ausgesogen, daß man die Spinnen ausschließlich damit ernähren kann. Nach den bisherigen Befunden halte ich eine weitere Möglichkeit für die wahrscheinlichere: daß die Puppen nicht durch eigene Bewegungsaktivität in die Gewalt der Spinnen gekommen sind, sondern durch die Vermittlung von Vögeln, die sie vom Boden aufgelesen und auf einen Baum getragen hatten und dann vollständig oder fragmentarisch auf das darunterliegende Netztapetum hatten fallen lassen.

Im Rahmen dieser Fütterungsversuche habe ich den Spinnen auch eine Reihe von *Hymenopteren* vorgesetzt, die in ihrem Biotop vorkommen. Bienen fliegen dort auf der Suche nach *Vaccinium*-Blüten in nicht geringer Anzahl um die Netze. *Bombus*- und *Vespa*-♀ fliegen nicht nur durch den Bestand, sondern überwintern stellenweise sogar dicht neben *Coelotes*, und die Nester von Ameisen grenzen nicht selten direkt an die Wohnröhren. Verschiedene *Tenthrediniden*-Arten wurden von gekäfigten *Coelotes*-♂♂ sowohl als Imagines als auch als Larven ohne Zögern angegriffen und getötet. *Formiciden* der Gattungen *Formica*, *Lasius* und *Myrmica*, die ich insbesondere als Ersatztiere für Jungspinnen in großem Umfange zu Versuchen herangezogen habe, wurden, sobald sie von den Spinnen bemerkt worden waren, ausnahmslos getötet, aber nicht immer ausgesogen, sondern einfach liegengelassen, was vor allem dann geschah, wenn mehrere kurz hintereinander gefangen worden waren. Durch die bekannte Drohestellung, welche die Ameisen mit hochaufgerichtetem Vorderkörper und gespreizten Kiefern gelegentlich einnahmen, ließ sich keine der angreifenden Spinnen abschrecken. *Myrmica*-Arten, von denen im Laufe aller Versuche mehrere 100 Individuen den Spinnen zum Opfer fielen, entgingen trotz des Wehrstachels ihrem Schicksal ebensowenig wie *Lasius*-Arten. Nur wenige Male sah ich, daß Spinnen Myrmicinen sofort nach dem ersten Biß fallen ließen, sie aber mit einem zweiten sogleich wieder vom Netz aufnahmen. Wahrscheinlich hatten sie den Giftstachel zu spüren bekommen. Beim Biß in kleinere Ameisen zeigen die Spinnen manchmal, und zwar vor allem dann, wenn der Gegner aufgerichtet vor ihnen steht, gewisse Ortungs- oder Zielschwierigkeiten, die sich Kleinspinnen gegenüber kaum bemerkbar machen. Dann schwenken sie den Vorderkörper mit den gespreizten Cheliceren vor der Ameise hin und her, ehe sie zielsicher zupacken. Es hat den Anschein, als müßten sie diese Beute erst optisch anpeilen; doch bedarf diese Frage einer weiteren Untersuchung. Haben die Spinnen sich wehrende Ameisen nach dem ersten Biß fallen lassen, gehen sie mitunter wie zur besseren Anpeilung ihres Opfers einige Millimeter zurück und fassen es dann mit sicherem Sprung in der Thoraxpartie. Zwischen beiden Attacken zittern sie am ganzen Körper. Die Bisse in Ameisen treffen sehr regellos in irgendeine Körperpartie. Am häufigsten wurden

die Myrmicinen um die Körpermitte, also im Bereich des Petiolus ergriffen. Haben die Spinnen hierhin oder ins Abdomen gebissen, drehen sie die vom Netz aufgehobenen Ameisen mit erstaunlicher Geschicklichkeit frei zwischen den Chelicerengrundgliedern, die dazu wackelnd hin- und herbewegt werden, bis sie den Thorax zu fassen bekommen. Das Verhalten von *Coelotes* allen übrigen Aculeaten gegenüber bedarf noch weiterer, spezieller Untersuchung. Bekanntlich war die umstrittene Phobie anderer Netzspinnen, insbesondere der Kreuzspinne, gegenüber diesen wehrhaften Insekten schon wiederholt Gegenstand einer Untersuchung und ist bis heute noch nicht restlos geklärt. Auch *Coelotes* zeigte phobische Reaktionen gegenüber Ichneumoniden-, *Vespa*- und *Bombus*-Arten, die offensichtlich nicht durch Gesichts- oder Geruchsreize, sondern durch deren Flügelvibrationen ausgelöst wurden. Ich sah angreifende Spinnen nur dann vor Hymenopteren zurückweichen, wenn diese *rechtzeitig* mit ihren Flügeln vibrierten. Eine derartige Phobie erwachsener Spinnen habe ich weder beim Angriff auf Dipteren noch auf Lepidopteren beobachtet. *Bombus*-♀♀ (*B. terrestris*, 3:12) wurden von keinem *Coelotes*-♀ erbeutet, was bei der Größe und den ungestümen Bewegungen dieser Insekten nicht verwunderlich ist. Zwar griffen alle Spinnen an, und einzelne versuchten es auch, bei den mit vibrierenden Flügeln auf dem Netz laufenden Hummeln einen Biß anzubringen; sie schreckten aber alle zurück, sobald die Insekten sich brummend erhoben. Ähnlich war es bei *Vespa*-Arten (2:8). Von 21 *Coelotes*-♀♀, denen ich je eine *Ichneumonide* (♂ verschieden großer Arten) in den Käfig geworfen hatte, setzten sich 16 schnell in den Besitz dieser Beute, 5 Spinnen aber schreckten vor den Hymenopteren im letzten Augenblick oder sogar noch beim Biß zurück, als diese plötzlich heftig mit den Flügeln vibrierten. Alle Bisse drangen in den Thorax oder zwischen Kopf und Thorax (Abb. 28) und waren endgültig; doch wurden die Schlupfwespen teils von der Dorsalseite her, teils umgekehrt gefaßt. Im letzteren Falle hätten die Opfer ihr Hinterende mit dem Legestachel gegen die leicht verletzliche Abdomenunterseite der Spinnen richten können. Aber diese Gefahr scheint nur in der Vorstellung des Beobachters bestanden zu haben; denn die Ichneumoniden machten keinen Versuch, ihren Stachel gegen die Angreifer zu richten. Sie knickten zwar ihren Hinterleib ein, richteten und führten ihn auch nach oben, ließen aber jeden Stoß und Nachdruck vermissen, der für einen wirklichen Stich notwendig gewesen wäre. Meist bewegten sie ihr Hinterleibsende am Abdomen der Spinne vorbei, und in den 2 oder 3 Fällen, wo dieses die Unterseite des Spinnenkörpers oder Beine gestreift hat, wich die Spinne durch Hochheben der gefährdeten Teile geschickt aus. — *Bienen* (*Apis mellifica*, ♀♀, 12:12) wurden im Gegensatz zu den Vertretern der vorgenannten Hymenopteren auch dann erbeutet, wenn sie

ihre Flügel in lebhafter Tätigkeit hatten. Auch sie wurden ausnahmslos in den Thorax gebissen und waren nach durchschnittlich 2 min bereits völlig regungslos. Gelegentlich erfolgten Nachbisse in den Kopf oder ins Abdomen. Stechversuche der Bienen sah ich nicht. BRISTOWE (1941, S. 293) stellte *Coelotes* in die Reihe der Hauptkonsumenten von *Dermapteren*. Tabelle 2 läßt abschätzen, wie viele Individuen von *Chelidura acanthopygia* in dem untersuchten Biotop *Coelotes* zum Opfer fallen. Im Fütterungsversuch fanden alle aufs Netz gesetzten Tiere dieser Art (24:16) durch Biß in die Thoraxregion, der meist von dorsal, seltener von ventral erfolgte, ein baldiges Ende. Stets standen die Spinnen so zu ihrer Beute, daß deren Zangen, sofern sie überhaupt noch gebraucht wurden, ins Leere griffen. Einmal zog ich, nachdem die Spinne den Ohrwurm am Thorax gefaßt hatte, mit der Pinzette an dessen Zangen, worauf sie sofort ins Hinterende biß. Als der Ohrwurm die Zangen um eine ihrer Cheliceren schloß, riß sie diese hoch, schlug das Hinterende des Ohrwurms mit beiden Palpen aufs Netz und biß das Opfer in die Körpermitte.

Nacktschnecken (*Limax* spec.) bevölkern in beträchtlicher Anzahl den Biotop von *Coelotes*, finden sich im Moos und in Spalten am Fuß der Stämme und sind mitunter sogar in verlassenen Wohnröhren dieser Spinnen anzutreffen. BRISTOWE (1941) hält Mollusken für immun gegen Spinnengifte. Gegen das von *Coelotes* scheinen sie das zwar nicht zu sein, doch sind sie wegen der starken Abneigung dieser Spinne vor ihr ziemlich sicher. Ich habe 7 Nacktschnecken verschiedener Art und Größe der Reihe nach 26 *Coelotes*-♀♀ aufs Netz gesetzt. Die Schnecken gleiten auf ihrer Schleimspur langsam, aber stetig über die Netzdecke und sind leicht zu lenken. Berührt man mit der Nadel ihre Kopfseite, schwenken sie nach der Gegenseite ab. Trotz ihrer eigenartigen und vermutlich sehr erschütterungsarmen Bewegungsweise wurden sie von allen Spinnen schon auf 3—4 cm Entfernung wahrgenommen und angegriffen; doch bissen die Spinnen nur ganz kurz und oberflächlich und fuhren wie entsetzt ein Stück zurück, nachdem sie den Schnecken zum Teil auch noch einen Schlag mit dem Vorderbein versetzt hatten. Daraufhin drehten diese ab. Lenkte ich eine Schnecke wieder zur Spinne zurück, dann empfing diese sie mit einer eigenartigen Abwehrreaktion, die ich als *Drohbiß* bezeichnen möchte. Dabei richtet die Spinne ihren Vorderkörper auf, schiebt die gespreizten Cheliceren vor, schlägt die Giftklauen weit aus und sticht mit den vorwärts gerichteten Klauenspitzen mehrmals leicht und mit dem ganzen Körper vor- und zurückfedernd auf die Schnecke ein, worauf diese sofort der Gegenseite zustrebt. Wird sie aber experimentell am Wegkriechen gehindert, entfernt sich die Spinne. Einer in die Wohnröhre getriebenen Schnecke überläßt die Netzzeigentümerin sogar ihren Schlupfwinkel! — Ein *Coelotes*-♀ aber fraß „seine“

Schnecke und erbrachte damit den Beweis dafür, daß auch bei Wirbellosen die Geschmäcker verschieden sind. Es biß das Opfer zuerst ins Hinterende, putzte sich daraufhin kurz seine Cheliceren, folgte der inzwischen ein Stück weitergekrochenen Schnecke und biß sie fest in die Körpermitte. Diese kroch mit ausgestreckten Fühlern weiter, und die festgebissene Spinne ließ sich einige Zentimeter weit mitziehen. Langsam verendete dann die Schnecke. Die Spinne sog 17 Std lang fast ununterbrochen daran, bis von ihrer Beute nur noch ein kleiner, ovaler Klumpen übriggeblieben war. Nur zwischendurch machte sie eine

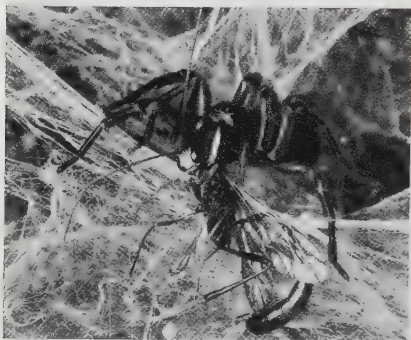


Abb. 28



Abb. 29

Abb. 28. *Coelotes* hat ein Ichneumoniden-♀ von der Dorsalseite her durch Biß zwischen Kopf und Thorax getötet

Abb. 29. Bei Fütterungsversuchen hat nur das hier abgebildete ♀ eine Nacktschnecke gefressen

kurze Pause, um den Schleim abzustreifen, der ihr zwischen den Cheliceren stand (Abb. 29). Nach diesen Beobachtungen habe ich 10 lebende Mehlwürmer ausgiebig mit Schneckenleim bedeckt und je einem *Coelotes*-♀ aufs Netz gelegt. Sie wurden alle wie „reine“ Mehlwürmer behandelt.

Der Drohbiß wurde auch gegenüber einem jungen *Teichmolch* (*Triturus vulgaris vulgaris*) von 3.6 cm Gesamtlänge angewandt. Ich fand den Molch im *Coelotes*-Biotop unter feuchtem Moos und setzte ihn nacheinander 11 ♀♀ aufs Netz, von dem er fortstrebte. Auf seine schwerfälligen, erschütterungsreichen Schritte hin reagierten 2 Spinnen phobisch und rannten in den Wohnraum zurück. Vier andere näherten sich dem Molch zögernd, etappenweise und mit mehrfachem Rucken, die übrigen fünf griffen ihn in zügigem Lauf an. Keine biß sogleich, jede betastete ihn zuerst. Wurde der Molch (wie meist) am Kopf betastet, duckte er diesen aufs Netz und hielt ganz still. Anschließend Drohbisse vertrieben ihn, wobei er mit schlängelnder Krümmung des Körpers und Schwanzes sich rasch entfernte. In 2 Fällen führte er die Schlängelbewegung schon während längerer Betastung aus, als er seinen Kopf noch aufs Netz gedrückt hatte. Dann schreckten die Spinnen zurück.

Nur ein ♀ versuchte, ihn nach kurzem Betasten seitlich in den Körper zu beißen, ließ aber sofort ab, als er mit dem Schwanz nach ihm schlug. Es parierte den Schlag mit den Vorderbeinen, lief dann in den Wohnraum zurück, wandte sich dort wieder dem Molch zu und ruckte mehrmals, worauf dieser sich duckte und schließlich entfernte.

Diplopoden (*Schizophyllum sabulosum*, 3:18) bewegen sich auf dem Netz stetig und mit auffallend gleichmäßigen Erschütterungsamplituden. Sie wurden von *Coelotes* stets angegriffen, aber nur betastet und in keinem Falle gebissen. Ihr Geruch scheint ein zuverlässiges Schutzmittel zu sein. Sehr eigenartig ist hingegen das gegenseitige Verhalten von Spinnen und *Chilopoden* (*Lithobius forficatus*, 32:24), das auffallende Parallelen zum Verhalten und zur Behandlung fremdartiger Spinnen (vgl. S. 715) erkennen läßt und auf beiden Seiten den Eindruck eines ausgesprochenen Feindverhaltens erweckt. *Lithobius forficatus* kommt im Biotop von *Coelotes* in beträchtlicher Anzahl vor und lebt vornehmlich unter oder zwischen auseinanderfallender, morscher Borke innerhalb der „Bodensockel“, dicht neben den Wohnröhren dieser Spinnen (Abb. 2). Bei feuchter Witterung begibt er sich in den Bereich der oberen Streugrenze, bei Trockenheit sucht er tiefere Bodenschichten auf und ist dann knapp über dem Sand zu finden. *Lithobius* meidet Spinnwebgewebe. Aufs Netz geworfen, bleibt er entweder eine Weile sitzen und bewegt sich dann zuerst langsam, dann immer schneller dessen Rand zu, oder er stürmt unverzüglich in größter Hast davon. Nur wenige der ungestüm Fliehenden werden von den Spinnen ereilt. Meist nehmen diese die Verfolgung gar nicht auf. Die Fluchtaussichten sind für die vorsichtiger sich bewegenden Individuen nicht geringer. *Lithobien*, die bei Annäherung der Spinne rechtzeitig stehenbleiben, kommen in der Regel mit dem Leben davon. Der Versuch, einen *Lithobius* mit der Nadel an einen Röhreneingang hinzutreiben, stößt auf erhebliche Schwierigkeiten. Die Tiere kehren um, beißen in die Nadel oder streben daran vorbei. Werden sie von der Spinne gestellt, so legen diese großen, wehrhaften Tiere eine höchst überraschende „Unterwürfigkeit“ an den Tag. Sie lassen sich betasten, ducken, wenn die Spinne vor ihnen steht, ihren Kopf aufs Netz und halten die vordere Körperhälfte ganz ruhig; nur die hinteren Beinpaare zittern oder zucken „nervös“. Zwei Spinnen zeigten bei derartigen Begegnungen ein sehr sonderbares Verhalten, das ich nur *Lithobien* gegenüber beobachtet habe. Sie legten die eingeschlagenen Klauen der nur wenig geöffneten Cheliceren auf den gesenkten Kopf der *Lithobien*, drückten diesen vielleicht noch etwas tiefer, und strichen dann etwa 20 sec lang mit den Enden beider Palpen, die sie gleichsinnig nach links und rechts bewegten, leicht und „lässig“ über das Vorderende der *Lithobien*, die dabei ganz stillhielten. Der Beobachter denkt sich angesichts einer solchen Szene unwillkürlich

noch die Drohung „Warte, Bürschchen ...“ dazu. Dann entfernten sich die Lithobien, indem sie ihren Vorderkörper ruckartig seitwärts führten und in dieser Richtung davonstürmten. Keine der beiden Spinnen ging ihnen auch nur einen Schritt nach. Abb. 30 ist eine Momentaufnahme von diesem Palpenstreichen, die kurz vor der Flucht des *Lithobius* gemacht wurde. — Reizt man einen *Lithobius*, während er von einer Spinne betastet wird, an irgendeiner Körperstelle und veranlaßt ihn dadurch zu einer ruckartigen Bewegung, dann ist es augenblicklich um ihn geschehen. Wenn sich die Tiere frontal gegenüberstehen, beißt die Spinne den Gegner dicht hinter den Kopf, sonst in der Regel in die Körpermitte. Das erscheint sehr unvorsichtig; denn sie läßt ihm damit die Möglichkeit, seinen Kopf zurückzuschwenken und sie zu beißen. Davon macht er aber keinen Gebrauch. Ich sah zwar wiederholt, daß ein in der Mitte gefaßter *Lithobius* seinen Vorderkörper blitzschnell herumwarf; aber in keinem Falle biß er zu. Er versuchte nicht einmal eines der Beine zu fassen, mit denen die Spinne seine Abwehrbewegungen parierte. Einmal ließ ich einen *Lithobius* aus dem Fangglas in die Wohnröhre eines *Coelotes*-♀, und zwar in deren unbesetzten Schenkel, gleiten. Die Spinne kam vom anderen Ende der Röhre sofort herbei, näherte sich aber zögernd und etappenweise und ruckte zwischendurch heftig, worauf der *Lithobius* kehrt machte und sich schleunigst entfernte. Ich fing ihn ab und beförderte ihn abermals in diesen Röhreneingang, hinter dem die Spinne nun lauerte. Er fiel unmittelbar vor die Spinne, und diese schlug ihn mit beiden Vorderbeinen auf den Kopf. Der *Lithobius* blieb eine Weile regungslos vor ihr sitzen. Ich versuchte, ihn durch Reizung am Hinterende zu einer Vorwärtsbewegung zu veranlassen und dadurch der Spinne seinen Angriff vorzutäuschen, stocherte aber vergeblich mit der Nadel an ihm herum. Er war zu keinem Vorwärtsschritt zu bewegen, schwenkte vielmehr den Kopf zurück und entfernte sich trotz weiterer Belästigung von hinten in der Weise, daß er mit dem Vorderkörper an seinem Hinterkörper entlangkroch, bis er vollständig gewendet hatte. Dann eilte er mit zunehmender Geschwindigkeit davon. Die Spinne blieb regungslos sitzen. Diese Art des Rückzuges vor *Coelotes* habe ich mehrfach beobachtet. Da sich nach dem Biß einer Spinne in den Mittelkörper eines *Lithobius* entweder dessen hintere Extremitäten oder dessen Mundgliedmaßen noch länger bewegen als die Beine des betroffenen Körperabschnittes, erfolgen meist noch Nachbisse in die beweglicheren Abschnitte. Mitunter werden Lithobien nach einem Biß in die Dorsalseite der Kopfregion noch umgedreht und dort auch ventral gebissen. Sehr bemerkenswert ist die Feststellung, daß die Spinnen nach dem ersten Biß in Lithobien ihre Cheliceren schon nach rund 5 min lockern, während sie das bei Mehlwürmern erst nach 10—20 min tun. In Anbetracht der Wahrhaftigkeit der ersteren wäre gerade das

Umgekehrte zu erwarten. Ganz allgemein fiel mir beim Beutefang von *Coelotes* auf, daß seine Bisse in wehrhafte Tiere eine raschere Wirkung zeigen und kürzer dauern als die in ungefährliche. Es hat den Anschein, als wollten die Spinnen wehrlose Organismen gerne etwas länger zappeln lassen. Ich vermute, daß sie eine verschieden große Giftdosis spritzen; doch bedarf diese Frage noch einer speziellen Untersuchung. Der sichere Instinkt dieser Spinnen, ihr „Wissen“ um den bei den verschiedensten Beutetieren notwendigen Grad der Lähmung, der eine überraschende Gegenwehr oder Flucht ausschließt, setzt den Beobachter immer wieder in Erstaunen. Bei der Überwältigung von *Lithobien* tritt dies besonders deutlich zutage. Dem 1. Lähmungsbiß können noch 1 oder 2 Nachbisse von je 3—5 min Dauer folgen; aber dann läßt die Spinne es genug sein, putzt sich neben ihrem Opfer und hält mit ihm (wie sie das auch bei andersartigen Beutetieren zu tun pflegt) durch Auflegen eines Beines „vorsichtshalber“ Kontakt. Liegt der *Lithobius* auf dem Rücken, können sich seine sämtlichen Beine noch im Leerlauf bewegen; trotzdem putzt sich die Spinne „in aller Ruhe“. Bringt man aber durch vorsichtige Manipulationen mehr Bewegung und Leben in die Beute als in Wirklichkeit noch in ihr steckt, ist die Spinne augenblicklich zugriffsbereit. Nicht immer beißt sie sofort wieder zu; wiederholt habe ich gesehen, daß sie sich nur über die Beute stellt, ohne sie zu berühren, als zweifle sie — menschlich gesehen — an der Echtheit dieser verstärkten Lebenszeichen.

Schließlich habe ich auch einige *Isopoden* auf *Coelotes*-Netze gegeben. Es waren Individuen von *Porcellio scaber*, die nicht aus dem *Coelotes*-Biotop stammten. Auch ihnen war es auf dem Netz offensichtlich unbehaglich. Als die Spinnen ihnen nachstellten und sie betasteten, liefen sie unentwegt weiter und ließen währenddessen aus ihren Wehrdrüsen das bekannte klebrige Sekret austreten, das sich hinter ihnen zu langen Fäden auszog. Die verfolgenden Spinnen verstrickten sich darin erheblich und gaben die Verfolgung auf, als entweder einzelne ihrer Beine in Klebfadenschlingen hängengeblieben oder gleich 2—3 Extremitäten einer Seite aneinandergefesselt waren. An Ort und Stelle mußten sie sich mühsam von den Sekretfäden befreien, indem sie diese mit Hilfe der Cheliceren durchbissen und von den Beinen streiften. Abb. 31 (S. 714) zeigt ein ♀, das gerade einen abgestreiften Sekretklumpen zwischen den Cheliceren hält.

Allgemein ist zum Beutefang noch zu erwähnen, daß die angreifenden Spinnen immer den *kürzesten Weg zur Beute* wählen. Sie benützen also denjenigen Röhrenschkel, dessen Mündung dem Ziel des Angriffes am nächsten liegt. Ihre Fähigkeit Netzerschütterungen zu *orten* ist außerordentlich gut und verdient eine gesonderte Untersuchung. Ich begnüge mich mit einem einfachen Beispiel dafür: Faßt man eine aufs

Netz gelegte *Clubiona*-Leiche (getrocknetes Alkoholmaterial) mit der Pinzette am Hinterbein und zupft mit diesem sowie mit den Pinzettenspitzen am Netz, dann faßt die von vorne sich nähernde Spinne nicht die *Clubiona*, sondern dahinter die Pinzette. Bewegt man jedoch die Leiche so, daß nur deren Beine das Netz berühren, dann faßt sie die Spinne von vorn.

Das *Trinkbedürfnis* von *Coelotes* ist — mit dem anderer Spinnenarten verglichen — ungewöhnlich gering. Selbst bei Befeuchtung weitgehend

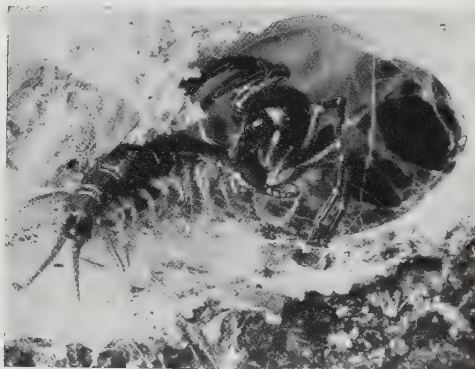


Abb. 30

Abb. 30. Dieses ♀ hat einen auf den Röhreneingang zugetriebenen *Lithobius* gestellt, drückt mit seinen Cheliceren dessen Kopf herab und streicht mit beiden Palpen über dessen Vorderende



Abb. 31

Abb. 31. Bei der Verfolgung einer Assel war dieses ♀ an deren Klebfäden hängengeblieben. Bei der Reinigung hält es gerade einen vom Bein abgestreiften Sekretklumpen zwischen den Cheliceren

ausgetrockneter Käfige oder nach stundenlangen Experimenten, während derer die Versuchstiere starker Trockenheit und Wärme ausgesetzt waren, sah ich diese Spinnen nur sehr selten von Wassertropfen trinken. In Einzelfällen nahmen sie Flüssigkeit auch vom Boden auf, indem sie in den frisch durchfeuchteten Rohhumus bissen.

Schließlich sei noch der *Reinigungsbiß* erwähnt. *Coelotes* beißt nach Überwältigung einer Beute gelegentlich in den Boden, seltener ins Netz und reinigt sich auf diese Weise offenbar die Kiefer von übel-schmeckenden Substanzen. Um auf den Boden zu gelangen, verläßt die Spinne ihre Wohnröhre durch eine seitliche Öffnung. Dabei habe ich nur den Biß in Rohhumus, nicht in Sand beobachtet. Bei den ersten Beobachtungen dieses Verhaltens glaubte ich, die Tiere seien durstig und tropfte Wasser an ihre Vordertarsen. Durstige hätten es sofort angenommen; diese aber wandten sich ab und bissen an anderer Stelle erneut in den Boden, gewöhnlich mehrmals kurz hintereinander. Anschließend kehrten sie ins Netz zurück und putzten sich. Beim Biß ins Netz, zu dem sich die Spinnen in seitliche Netzpartien oder an die obere Hälfte der Röhrenwand begeben und tastend eine geeignete Stelle

suchen, ist manchmal gut zu beobachten, wie sie die Cheliceren und, nach Ausschlagen der Klauen, auch die Zähne an den Falzrändern mit vorwärts und seitwärts ausgeführten reibenden Bewegungen intensiv abstreifen, so daß man von einem regelrechten „Zähneputzen“ sprechen könnte. Gewöhnlich beißen sie einfach ins Netzgewebe hinein und kauen eine Strecke von wenigen Millimetern entlang. Diese Art der Reinigung ist durch BRISTOWE (1941) auch von zahlreichen anderen Spinnenarten bekannt geworden. BRISTOWE spricht in solchen Fällen von einem „mouth wiping“ oder von „rubbing and pressing its chelicerae against a leaf or the ground“ (S. 276), nicht von einem Beißen oder Kauen. Bei *Coelotes atropos* beobachtete er dieses Verhalten bei gleichzeitiger Ablehnung der Beute nur nach dem Biß in den Carabiden *Olisthopus rotundatus*. Eine große Anzahl verschiedener Spinnenarten reinigte sich nach dem Biß in bestimmte Arten von Carabiden, Staphyliniden, Coccinelliden, Lampyriden, Canthariden; Formicoideen; Ichneumoniden, auch Spinnen. Übrigens hat BRISTOWE eine solche Kieferreinigung auch bei *Lithobius* gesehen, nachdem der Chilopode Micryphantiden gebissen hatte (S. 323). Diese Handlung hat zweifellos den Zweck, übel-schmeckende Substanzen von den Kiefern zu entfernen; nur werfen meine Beobachtungen an *Coelotes* die (noch nicht weiter untersuchte) Frage auf, ob die unangenehmen Stoffe stets von den Beutetieren herrühren. BRISTOWE scheint dies anzunehmen: „... when one sees the spider retreating to wipe drops of fluid which ooze from its mouth on to a leaf or other suitable surface one can feel satisfied that the insect has proved to be distasteful“ (S. 276). In den meisten Fällen mag dies auch zutreffen; doch ist mir an *Coelotes* aufgefallen, daß die Tiere nicht nur nach dem Biß in Insekten, die über ein Wehrsekret verfügen, ihre Kiefer gereinigt und die Beute dann doch verzehrt haben, sondern mitunter auch nach längerem Kampf mit Käfern, die in freier Natur ihre Hauptbeuteobjekte darstellen. Sogar nach der Abtötung von Mehlwürmern wurde der Reinigungsbiß in 2 Fällen beobachtet. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daß die Spinnen gelegentlich ihr eigenes Gift, das sich bei wiederholten Bißversuchen im Klauenfalz angesammelt hat, entfernen wollen. Übrigens wird diese Reinigungshandlung bei *Coelotes* sehr unregelmäßig ausgelöst. Schon dasselbe Individuum reagiert diesbezüglich auf die gleiche Beuteart ganz verschieden, was bei Beutetieren mit Wehrsekret vor allem von der Bißstelle abhängen wird.

IV. Das Verhalten gegenüber fremdartigen Spinnen

Das Verhalten fremdartiger Spinnen (kurz Fremdspinnen genannt) im *Coelotes*-Netz und die Reaktionen der Netzinsassin darauf sind höchst interessant und waren für unsere bisherigen Kenntnisse von der Spinnenbiologie durchaus neu. Die in Ermangelung spezieller Untersuchungen verbreitete Meinung, jede in ein Netz geratene Fremdspinne würde

wie eine Beute behandelt, bedarf zumindest in bezug auf die Gepflogenheiten von *Coelotes* einer Einschränkung, wahrscheinlich aber auch bezüglich anderer Arten einer gründlichen Revision. Spinnen zählen nicht zu den eigentlichen Beutetieren von *Coelotes*, was nicht ausschließt, daß ihm gelegentlich welche zum Opfer fallen. Sind sie zufällig aufs Netz geraten, suchen sie durch artspezifische Verhaltensweisen dem Angriff der Netzsassin zu entgehen. Bestimmte Reaktionen derselben werden von der Fremdspinne wie eine Drohung beantwortet; sie entfernt sich



Abb. 32



Abb. 33

Abb. 32. Tötung einer *Segestria senoculata* (♀) durch Biß ins Sternum

Abb. 33. Auch eine exotische Springspinne wurde durch Biß ins Sternum getötet

auf dem kürzesten Wege. Meist bleibt es bei Drohungen. Aber selbst wenn eine Fremdspinne gestellt worden ist, legt *Coelotes* eine eigenartige Zurückhaltung, ich möchte fast sagen „Toleranz“, an den Tag. So entsteht der Eindruck eines regelrechten „Comments“ unter den Vertretern verschiedener Arten, der einerseits die Netzsassin vor stärkerer und nachwirkender Beunruhigung bewahrt und es andererseits den unbeabsichtigt ins Netz geratenen Fremdspinnen ermöglicht, kampfflos ihres Weges zu gehen.

Dieses Begegnungsverhalten habe ich vorgreifend bereits an anderer Stelle (1959) beschrieben. Eine kurze Zusammenfassung findet sich auf S. 741. Ergänzend dazu seien hier noch folgende Einzelheiten erwähnt:

Der Biß ins Sternum nach vorheriger Drehung des Gegners (vgl. l. c., S. 199) wurde von *Coelotes* außer bei *Clubiona reclusa* nur noch vereinzelt und unregelmäßig bei ♀♀ von *Segestria senoculata* (Abb. 32) und bei einer undeterminierten größeren exotischen Springspinne (Abb. 33) ausgeführt. Den Bissen in Fremdspinnen — gleich welcher

Artzugehörigkeit — gingen niemals kurze (Orientierungsbisse, vgl. S. 703) voraus; stets waren sie lang und definitiv.

Bei der Beobachtung, auf welche beträchtliche Entfernung die Clubionen trotz ihrer vorsichtigen Bewegungsweise von *Coelotes* oftmals wahrgenommen wurden und eindeutige Reaktionen auslösten, stiegen wiederholt Zweifel auf, ob dabei nicht doch *Gesichts-* oder *Geruchsreize* eine unerwartet große Rolle spielen, wobei in erster Linie daran zu denken war, daß die hellgelbe Färbung oder die tastende Beinbewegung der Clubionen als Schlüsselreize wirken könnten. Versuche mit frisch getöteten oder dem Alkohol entnommenen Clubionen bewiesen aber eindeutig, daß das Verhalten von *Coelotes* zumindest auf Entfernungen von über 1 cm, ausschließlich durch Netzerschütterungen ausgelöst wird.

Zu diesen Experimenten habe ich 7 *Coelotes*-♀♀ herangezogen, die mir wegen besonders frühzeitiger Wahrnehmung dieser Fremdspinnen aufgefallen waren, und jedes vor 3—6 variierte Situationen gestellt. Auch mit toten Individuen anderer Spinnenarten habe ich zwischendurch entsprechende Versuche angestellt. Zuerst habe ich geprüft, wie sich *Coelotes* verhält, wenn dicht vor oder etwas seitlich von ihrer Röhrenmündung eine tote *Clubiona* liegt und in verschiedenem Abstand hinter dieser eine lebende Beute sich im Netz bewegt. Den angreifenden ♀♀ war entweder der Weg zur Beute durch die tote *Clubiona* direkt versperrt oder sie mußten so dicht an ihr vorbei, daß außer optischen Eindrücken die Berührung mit einem Bein unvermeidlich war. In diesem Falle rannten sie „blindlings“ an der *Clubiona* vorbei zur Beute, in jenem wurde die Leiche sofort oder nach kurzer Betastung gefaßt und eingetragen und nach deren Ablage die lebende Beute überwältigt. Einige Beispiele sollen das Verhalten veranschaulichen.

Eine *Clubiona*-Leiche wurde in 2 cm Abstand vor die Röhrenmündung gelegt, dahinter ein Käfer mit den Beinen ans Netz gehalten; *Coelotes* ruckte. Nach kurzer Pause ersetzte ich an der gleichen Stelle die Beinbewegungen des Käfers durch Nadelzupfen. *Coelotes* näherte sich und betastete die Leiche. In deren Abdomen war ein dünner Draht gesteckt, an dem ich sie plötzlich stark bewegte, als *Coelotes* sie gerade wegtragen wollte. Ohne jede Abwehrbewegung floh *Coelotes* nicht nur in die Wohnröhre, sondern verkroch sich unter dieser auf den Boden und war stundenlang nicht mehr hervorzulocken. Dann aber löste Nadelzupfen dicht hinter einer *Clubiona*-Leiche wieder den sofortigen Angriff bei diesem ♀ aus. Sein Biß erfolgte dorsal in den Thorax der *Clubiona*. Noch bevor es die Beute abtransportiert hatte, ließ ich 4 cm von ihm entfernt eine lebende *Clubiona* aufs Tapetum: *Coelotes* ruckte sofort mehrmals, worauf die *Clubiona* kurz stehenblieb. Als sie dann beiseite schleichen wollte, führte die Netzinsassin nach Ablage der Beute 2 Scheinangriffe aus, die sie jedesmal dicht hinter der *Clubiona* stoppte. Diese floh bei jedem Scheinangriff ein Stück und schlich dann wieder. Als sie an der Käfigwand hochstrebte, stieß ich sie zurück. Sie schwang sich durch eine Spalte unter das Tapetum und verhielt sich regungslos. *Coelotes* ruckte. Ich legte eine 2. Leiche unbemerkt vor *Coelotes* und trieb die lebende *Clubiona* aus ihrem Versteck. Als sie vorsichtig der Käfigwand zustrebte, wurde sie von *Coelotes* mit einem Scheinangriff verfehlt. Dabei lief *Coelotes* dicht an der 2. Leiche vorbei, ohne sich um sie zu kümmern. Als ich die lebende *Clubiona* aufs Netz zurücktrieb, wurde sie aus kurzer Entfernung gefaßt, nach Drehung ins Sternum gebissen und sofort in die Röhre getragen. Nach 4 min legte *Coelotes* die Beute ab und ließ sich durch Nadelzupfen herauslocken, kümmerte sich aber nicht um die 1. Leiche, die 2 cm vor dem Röhreneingang lag, sondern ging wieder zurück. Nun legte ich diese Leiche an anderer

Stelle auf schräges Tapetum und bewegte sie etwas. *Coelotes* näherte sich zögernd. Da kippte die Leiche um, rutschte ein kurzes Stück das Netz herab und blieb auf dem Rücken liegen. Sofort sprang *Coelotes* darauf, betastete sie kurz, biß aber nicht, sondern suchte in unmittelbarem Umkreis mit kurzen, hastigen Schritten nach einem Lebewesen. Dabei zuckte sein Abdomen mehrmals schwach. Nun näherte ich *Coelotes* eine an einer Nadel aufgespießte tote *Clubiona* ohne Netzberührung etwas über Augenhöhe langsam bis auf 1 cm. Das *Coelotes*-♀ blieb (wie vorher) unbeweglich stehen. Erst bei Annäherung der Leiche auf weniger als 5 mm richtete es sich etwas auf, öffnete die Cheliceren und legte dann ein Vorderbein ruhig auf das Cephalon der Attrappe. Als ich diese wieder langsam zurückzog, nahm *Coelotes* das Bein weg, drehte sich um und ging langsam in die Röhre zurück. — Ein anderes *Coelotes*-♀ lockte ich durch Nadelzupfen vor die Röhre. Dann näherte ich ihm eine in Alkohol konservierte und getrocknete *Clubiona*, indem ich sie auf ihren weit vorgestreckten Vorderbeinen langsam auf dem Netz tappen ließ. Das ♀ blieb unbeweglich stehen. Erst als ich die Leiche dicht vor ihm hob und über seinen Cephalothorax führte, streckte es abwehrend die Vorderbeine in die Höhe. Nach Wegnahme der Leiche ging es langsam in die Röhre zurück, ließ sich aber durch Nadelzupfen sofort wieder herauslocken. Nach abermaliger Rückkehr in die Röhre legte ich einen Käfer mit dem Rücken aufs Tapetum, so daß er mit den Beinen in die Luft schlug und das Netz nur in Schaukelbewegung versetzte. Da ruckte *Coelotes* einmal und sperrte nach Entfernung des Käfers völlig gegenüber Reizen aus dieser Richtung, ließ sich aber durch Nadelzupfen in jede andere locken. — Ein anderes ♀ griff eine *Clubiona*-Leiche an, die ich ebenfalls auf es zutappen ließ. Nach seiner Rückkehr an die Röhrenöffnung setzte ich 8 cm von ihm entfernt eine lebende *Clubiona* aufs Netz. Nach wenigen tastenden Schritten von dieser ging *Coelotes* in den Wohnraum bis zum Eikokon zurück, nahm Richtung zur *Clubionide* auf und ruckte. Kurz nach der Flucht der fremden Spinne setzte ich an der gleichen Stelle einen Käfer aufs Netz: er wurde sofort angegriffen und getötet. — Wieder ein anderes *Coelotes*-♀ ließ sich durch Bewegen einer toten *Clubiona* zum Angriff verleiten. Es biß dorsal in den Cephalothorax. Ich nahm ihm die Beute ab, legte sie nach seiner Rückkehr in die Wohnröhre neben deren Eingang und ließ eine lebende *Clubiona* aufs Netz. Als diese schlich, ging *Coelotes* in den Wohnraum zurück, ließ sich aber durch kurzes Nadelzupfen wieder in die Mitte eines Röhrenschenkels locken und kehrte dann abermals um. Die *Clubiona* verließ das Netz mehrmals, wurde aber immer wieder zurückgestoßen und lief dann streckenweise schneller und unvorsichtiger. *Coelotes* begab sich vorsichtig in die Mitte des Röhrenschenkels und ruckte. Nach Flucht der *Clubiona* legte ich eine 2. *Clubiona*-Leiche in größerer Entfernung vor der Röhrenmündung aufs Tapetum und lockte *Coelotes* durch Nadelzupfen dorthin. Während dieses Ablenkungsmanövers beförderte ich die lebende *Clubiona* in den Anfangsteil der Röhre, wo sie sich an das Röhrendach hing und unbeweglich sitzen blieb. Nach Wegnahme der erbeuteten Leiche ging *Coelotes* in die Röhre zurück und blieb zufällig genau unter der lebenden *Clubiona* sitzen. 10 min lang rührte sich keines der beiden Tiere. Dann trieb ich eine zweite lebende *Clubiona* auf dem Tapetum umher. *Coelotes* ruckte, die 2. *Clubiona* entfernte sich vorsichtig aus dem Netz, die 1. hingegen blieb weiterhin unbeweglich am Röhrendach hängen. Als ich die Geflohene wieder zurücksetzte und auf den Röhreneingang zutrieb, stürzte *Coelotes* heraus und tötete sie nach deutlicher Drehung durch Biß ins Sternum. Kaum hatte *Coelotes* die Röhre verlassen, kam wieder Leben in die 1. *Clubiona*. Vorsichtig schlich sie dem Röhrendach entlang tiefer in die Röhre hinein und verließ sie — immer schneller werdend — am hinteren Ausgang. — Ein *Coelotes*-♀ griff eine längere Zeit auf dem Netz umhergetriebene *Clubiona* an und verfolgte sie über das ganze Netztapetum hinweg bis zur gegenüberliegenden Käfigwand. Die Fliehende konnte sich im letzten Moment

durch Erklettern der Wand retten. Die Angreiferin hielt vor der Wand, tastete ein paar Mal an ihr hinauf und blieb dann ruhig am Netzrande stehen, als wartete sie auf die Rückkehr des Störenfriedes. Da trieb ich die *Clubiona* von der Glaswand herunter. Sie ging nur zögernd auf die Netzsassin zu, blieb dicht über ihr stehen und legte ihr ein Vorderbein auf das Cephalon. Die Betastete rührte sich nicht. Etwa 45 sec lang verharrten beide Spinnen regungslos in dieser Stellung. Noch während der Betastung ließ ich eine 2. *Clubiona* von derselben Wand absteigen und 3 cm von *Coelotes* entfernt das Netz betreten. Sofort stürzte sich *Coelotes* auf sie und biß sie tot. — Das frisch amputierte Bein einer *Clubiona* führte ich an einem Draht langsam bis auf etwa $\frac{1}{2}$ mm vor die Palpen und Vordertarsen eines an der Röhrenmündung sitzenden *Coelotes*-♀. Erst auf Berührung hin schlug die Spinne leicht abwehrend mit den Vorderbeinen. Durch Zupfen am Netz lockte ich sie dann aufs Tapetum und wiederholte diesen Versuch mit dem gleichen Ergebnis.

Einem ♀ von *Philodromus fuscomarginatus* wurden, nachdem es ohne Verzögerung über mehrere *Coelotes*-Netze gerannt war, die beiden vorderen Beinpaare amputiert, was leicht gelingt; denn sobald man die Extremitäten mit der Pinzette faßt, werden sie abgeworfen. Das Tier lief mit seinen restlichen 4 Beinen noch verhältnismäßig gewandt, nur langsamer und stärker trommelnd. Auch auf die veränderte Bewegungsweise hin blieben Reaktionen von *Coelotes* aus. Da lenkte ich den *Philodromus* zu einer Röhrenmündung hin. *Coelotes* stürzte heraus, betastete die regungslos verharrende Krabbenspinne und ließ wieder ab. Auch zwei andere *Coelotes*-♀♀, vor deren Wohnröhre die Fremdspinne getrieben worden war, betasteten sie nur und wandten sich wieder ab, worauf *Philodromus* jedesmal ruhig seines Weges ging. Ebenso verlief der Besuch eines weiteren Netzes. Als ich die Fremdspinne ein zweites Mal in dieses setzte, machte sie ein paar Schritte und blieb dann stehen, als *Coelotes* an die Röhrenmündung kam. Nun zupfte ich mit der Nadel leicht hinter dem unbeweglichen *Philodromus*. Sofort eilte *Coelotes* herbei, betastete ihn kurz, biß ihn dann dorsal ins Cephalon und trug ihn ein.

Manche Linyphiiden (*Macrargus rufus* und *Bolyphantes crucifer*) sowie kleinere Lycosiden-Arten bewegen sich auf einem *Coelotes*-Netz zwar nicht ausgesprochen schleichend, doch langsam und vorsichtig und bleiben zwischendurch wiederholt stehen (l. c., S. 202). Drei adulte ♀♀ von *Bolyphantes crucifer* (MENGE) beispielsweise benötigten zum Lauf über eine Strecke von 5 cm folgende Zeiten (ab Aufsetzen gestoppt):

a) auf unbewohntem <i>Coelotes</i> -Netz:	0:56,4,	1:20,4,	1:43,8 min;
b) auf Perlon:	2,8,	3,2,	2,0 sec;
c) auf Fließpapier:	2,4,	2,8,	2,2 sec;
d) auf Holz (Durchschnittszeit bei „fliegendem Start“)			1,8 sec.

Experimentell ist es mir niemals gelungen, *Coelotes* zur Tötung einer *Trochosa terricola* THORELL (oder umgekehrt) zu veranlassen; doch habe ich Reste einer *Trochosa* mehrmals in Freilandnetzen von *Coelotes* gefunden (dagegen niemals solche einer *Clubionide*!). Leider konnte ich in keinem Falle das Geschlecht des Opfers bestimmen. Möglicherweise hat es sich ausschließlich um ♂♂ gehandelt, die sich auf der Suche nach ♀♀ in die Wohnröhre von *Coelotes* begeben haben. Bei meinen Versuchen habe ich nur ♀♀ dieser Lycoside verwendet.

Wie nach Berechnung aussehend war das Verhalten eines *Coelotes*-♀ gegenüber einem großen, adulten *Dolomedes*-♂. In den Käfig geworfen, lief dieses ohne jede Vorsicht mehrmals auf dem Tapetum hin und her. Als die Netzsassin an einer Röhrenöffnung erschien, drehte sich *Dolomedes* zu ihr hin, worauf sie sich in den Wohnraum zurückzog und den weiteren Lauf des *Dolomedes* durch Zuwendung verfolgte. Als *Dolomedes* schließlich vor der anderen Röhrenmündung abgewandt stehengeblieben war, pirschte sich *Coelotes* auffallend behutsam dorthin, stürzte

nach kurzem Halt an der Öffnung heraus, biß ihn in die Gelenkhaut zwischen Femur und Patella des rechten Hinterbeines und hielt ihn an dieser Stelle fest. *Dolomedes* zuckte zusammen, zog das linke Hinterbein unter seinen Körper, wollte vorwärts, war aber am Bein festgehalten. Er machte keinerlei Anstalten zur Gegenwehr. Da geschah das völlig Überraschende: schon nach etwa 20 sec sackte er plötzlich in sich zusammen, die Wirkung des Bisses war tödlich. Diesen „hinterlistigen“ Angriff konnte ich in 2 Farbaufnahmen festhalten, deren erste kurz nach dem Biß gemacht ist.

V. Entwicklungsverlauf und Lebenszyklus

Den *Entwicklungsverlauf* habe ich an 50 Individuen verfolgt, die mit weiteren 11 Geschwistern am 18. 6. 55 aus einem 23 Tage vorher produzierten Erstgelege geschlüpft waren. Ihre Mutter war in der Freiheit begattet worden und schritt in Gefangenschaft nach 8 Tagen zur ersten Eiablage. Ihr zweites Gelege, das 20 Tage später folgte, fiel Milben (*Tyrophagus brauni* F. u. E. TÜRK¹) zum Opfer und war anscheinend unbefruchtet.

Die Jungen wurden nach der 1. Häutung von der Mutter getrennt und anfangs zu je 5, dann 3 und schließlich, als die Entwicklung weniger gleichmäßig und übersichtlich verlief, einzeln unter gleichen Bedingungen in Wassergläsern (Höhe 9 cm, obere Breite 6,5 cm) gehalten, die feuchten Sand und Tradeskantien-Triebe enthielten. Die Fütterung erfolgte anfangs mit Mehlwurm-Fettkörper auf Fließpapier, später mit Dipteren (Frucht- und Stubenfliegen) und in der Endphase zusätzlich mit Mehlwürmern. — Alle Häutungszahlen beziehen sich hier wie an anderen Stellen dieser Arbeit auf Häutungen außerhalb des Eikokons, also auf die „Nympho-Imaginal-Periode“ im Sinne von VACHON (1957, S. 344), die bisher bei keiner *Coelotes*-Art untersucht war. Bezüglich der prälarvalen und larvalen Stadien s. HOLM (1940, S. 202) und VACHON (1957).

Im Entwicklungsverlauf der einzelnen Individuen ließen sich sehr erhebliche und eigenartige Differenzen feststellen, die aber (zumindest im Mittelabschnitt) nicht das Bild einer regellosen zeitlichen Streuung ergeben, sondern außer einer zusätzlichen Häutung der größeren ♀♀, die bei den Spinnen die Regel ist, zwei verschiedene Entwicklungsrhythmen erkennen lassen. Die Wachstumsperiode vom Schlüpfen aus dem Kokon bis zur Geschlechtsreife dauerte beim Gros der ♂♂ 9 Monate und wurde mit 8 Häutungen durchlaufen. Diese ist als die (heutige) Normalentwicklung anzusehen (vgl. Abb. 34). Nach rascher Erklletterung der ersten Wachstumsstufen in kurzen Häutungsintervallen von

¹ Die Bestimmung verdanke ich dem Entdecker dieser Milbe, Herrn Dr. F. TÜRK, der die Art vorher auf Pilzkulturen gefunden hatte.

6, 6, 19, 16 und 35 Tagen, womit bereits 65% der endgültigen Körperlänge erreicht waren, folgte auf die 5. Häutung Anfang September eine winterliche Latenzzeit von über 3 Monaten (im Mittel 109 Tage), die mit der 6. Häutung Ende Dezember ihren Abschluß fand. Die Endphase der Entwicklung wurde dann mit 2 Häutungen im Abstand von 42 und 27 Tagen durchlaufen. Die Weibchen hingegen verlegten nach einer mit den ♂♂ synchronen Anfangsentwicklung ihre 6. Häutung *vor* die Latenzperiode und machten dadurch, daß der Rest ihrer Entwicklung mit der des anderen Geschlechtes (von einer unterschiedlichen Verzögerung der Reifehäutung abgesehen) wieder im gleichen Rhythmus

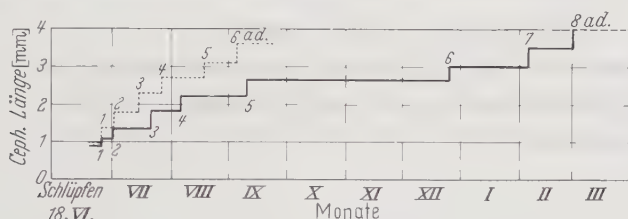


Abb. 34. Häutungsabstände und Größenzunahme der ♂♂ bei Früh- (punktierter) und Normalentwicklung (ausgezogene Linie). Bei letzterer liegt zwischen 5. und 6. Häutung eine Latenzzeit

verlief, eine Häutung mehr, also insgesamt 9, durch. Ihr Entwicklungsverlauf unterschied sich also von dem der ♂♂ lediglich dadurch, daß zwischen dem 14. und 25. Dezember (mit Betonung des letzteren Datums) eine zusätzliche Häutung eingeschoben und dadurch die Latenzzeit von durchschnittlich 109 (♂♂) auf 93 Tage verkürzt wurde. In Tabelle 3 (S. 722) sind die Lebensdaten einiger ♂♂ und ♀♀ als Beispiele einander gegenübergestellt.

Neben dieser Normalentwicklung kommt eine ausgesprochene *Frühentwicklung* einzelner Individuen vor. Zwei ♂♂ wurden bereits mit der 6. Häutung am 8. bzw. 14. September, also in 2½ bis knapp 3 Monaten, geschlechtsreif, und blieben bis Ende November am Leben, d. h. noch ebensolang, wie sie vorher zu ihrem Wachstum gebraucht hatten. Sie waren voll entwickelt, nur etwas kleiner als die ♂♂ mit Normalentwicklung. Ihre Körpermaße betrugen nach dem Tod: ♂ 5: Gesamtlänge 8,1 (Cephalothorax 3,6) mm; ♂ 7: 7,9 (3,7) mm. Bemerkenswert ist der erstaunlich synchrone Entwicklungsverlauf beider ♂♂; denn dieser schwächt den Eindruck des Zufälligen, der durch die geringe Anzahl derartiger Frühentwicklungen entstehen könnte, ab und erleichtert den Schluß, daß hier eine besondere und (wie ich annehme) ursprüngliche Periodizität vorliegt, die vereinzelt im Sinne eines Atavismus noch zum Vorschein kommt.

Tabelle 3. *Normalentwicklung* ♂♂ ♀♀

Schlüpfen aus dem Kokon 18. 6. 55; 1. Häutung 24. 6.; 2. Häutung 30. 6. bis 1. 7.; 3. Häutung 19.—22. 7.

	♂ Nr. 3		♂ Nr. 20		♂ Nr. 30		♀ Nr. 4		♀ Nr. 23		♀ Nr. 27	
	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen
4. Häutung.	2. 8.	34	6. 8.	19	6. 8.	19	3. 8.	22	2. 8.	31	5. 8.	35
5. Häutung.	5. 9.	113	25. 8.	133	25. 8.	133	25. 8.	31	2. 9.	12	9. 9.	14
6. Häutung.	27. 12.	42	5. 1.	32	5. 1.	33	25. 9.	102	14. 9.	104	25. 9.	93
7. Häutung.	7. 2. (subadult)	27	6. 2. (subadult)	38	7. 2. (subadult)	20	5. 1. (subadult)	67	27. 12.	60	27. 12.	42
8. Häutung.	6. 3. (adult)		16. 3. (adult)		27. 2. (adult)		13. 3. (adult)		25. 2. (subadult)	9	7. 2. (subadult)	65
9. Häutung.	—		—		—		—		6. 3. (adult)		13. 4. (adult)	
†	15. 6.	101	6. 6.	82	18. 6.	111	11. 4.	29	11. 4.	36	16. 8.	125

Auch ein synchron sich entwickelndes ♀ war bereits am 25. 8. subadult¹, ließ aber nach der nächsten Häutung am 14. 9. (vgl. den genauen synchronen Verlauf mit ♂ 7!) keine weitere Differenzierung der schon vorher mit bloßem Auge deutlich sichtbaren Vulvengänge erkennen und ging im Oktober ein. Zwei weitere ♂♂ sind während der 6. Häutung am 15. 9., durch die sie subadult geworden wären, verendet. Außerdem, kamen eines Tages als übersehene Abkömmlinge früherer Bruten noch zwei frühentwickelte ♂♂ zum Vorschein, die in beiseite gestellten Käfigen unter dem alten Netz ihrer Mutter eine versteckte Lebensweise geführt hatten. Eines davon war wegen Futtermangels ein ausgesprochenes Zwerg-♂ von etwa 6 mm Körperlänge geblieben (einer genauen Messung entzog es sich durch die Flucht), das

¹ Ich unterscheide hier zur knappen, unmißverständlichen Kennzeichnung zwischen *in-adulten* Stadien, die äußerlich noch keine geschlechtliche Differenzierung erkennen lassen, und *subadulten*, die meist vor der Reifehäutung stehen und als ♂♂ bereits kolbig verdickte Palpen tragen, als ♀♀ die Vulvengänge erkennen lassen, aber noch kein ausdifferenziertes Epigynenrelief besitzen.

wegen seiner großen und wohldifferenzierten, aber im Verhältnis zur Körperlänge unproportioniert wirkenden Palpen recht komisch aussah. Vier ♀♀, die sich ungefähr im Rhythmus der ♂♂ entwickelt hatten und bereits mit der 7. Häutung um die Jahreswende subadult geworden waren, blieben es oder gingen während der Reifehäutung ein. (Eines davon häutete sich am 27. 12. zum subadulten Tier, entwickelte sich bei der 8. Häutung am 10. 2. nicht weiter und starb bald darauf.) Eine Frühentwicklung scheint demnach

Tabelle 4. Frühentwicklung ♂♂

	♂ Nr. 5		♂ Nr. 7	
	Datum	Differenz in Tagen	Datum	Differenz in Tagen
Schlüpfen aus dem Kokon	18. 6. 55	6	18. 6. 55	6
1. Häutung	24. 6.	5	24. 6.	6
2. Häutung	29. 6.	14	30. 6.	15
3. Häutung	13. 7.	12	15. 7.	12
4. Häutung	25. 7.	27	27. 7.	29
5. Häutung	21. 8. (subadult)	18	25. 8. (subadult)	20
6. Häutung	8. 9. (adult)	82	14. 9. (adult)	77
†	29. 11.		30. 11.	

nur noch bei ♂♂ realisierbar zu sein, bei ♀♀ hingegen zum Tode zu führen. Der Grund für die Latenzzeit ist in einer endogenen Rhythmik zu suchen. Während der Sommermonate waren alle Tiere im gleichen kühlen und sonnenlosen Raum untergebracht. Als dann Anfang August während einer Kühlwetterperiode die Außentemperatur nachts bis auf 11° C abfiel und auch mittags 13,5—14° nicht überstieg, wurden alle Tiere an ein offenes Ostfenster gestellt. Die Frühentwicklung vollzog sich also unter Temperaturbedingungen, die denen des Freilandes angenähert waren. Bei Eintritt der Latenzzeit befanden sich dann alle Tiere in einem dauernd geheizten Raum (18—22°), in dem sie den ganzen Winter über blieben. Sie wurden reichlich mit Stubenfliegen versorgt, fraßen um diese Zeit durchschnittlich 2 Fliegen in 3 Tagen je Individuum und waren sehr aktiv. Als trotz Futterannahme, Wärme und Aktivität weitere Häutungen ausblieben, stellte ich ab 11. November zur Kontrolle 6 Tiere vor das Fenster. Kältestarr hielten sie dort bis Anfang Februar aus und fielen dann den extremen Frösten dieses Winters zum Opfer — ohne sich auch bei milder Witterung nochmals gehäutet zu haben.

Einen 2- oder 3maligen Fall der Quecksilbersäule bis -20° hatten sie in ihren geschlossenen Glasgefäßen noch ertragen, aber der unerwartet starken Kälte von $-28,5^{\circ}$ in der Nacht zum 10. Februar sind sie alle erlegen. Die Weiterentwicklung der Zuchttiere nach der Latenzperiode ab Ende Dezember war selbstverständlich nur durch die Zimmerwärme möglich. Im Freiland ist damit nicht vor Ende März zu rechnen. Von den 50 aufgezogenen Individuen haben 13 ♂♂ und 5 ♀♀ die Geschlechtsreife erlangt; das sind, wenn man die 6 durch Frost umgekommenen Tiere abrechnet, nur 41 %. Ausfälle waren trotz der anfangs gruppenweisen Haltung erst zwischen der 4. und 5. Häutung zu verzeichnen (2 Stück), und bis zur 8. Häutung beliefen sie sich lediglich auf insgesamt 9 Stück. Die übrigen 17 (größtenteils ♀♀) gingen alle vor oder während der Reifehäutung ein, also gerade in einem Stadium, wo die Pflege bei keiner größeren Spinnenart noch irgendwelche Schwierigkeiten macht. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Ausfälle durch die Beschleunigung der letzten Wachstumsabschnitte infolge Zimmerwärme und Fütterung verursacht wurden. Zur Prüfung der Inzuchtmöglichkeit wurden die erwachsenen Geschwister abwechselnd paarweise zusammengesetzt. Nur einzelne ♂♂ zeigten sich überhaupt paarungsbereit; ihre Werbung fand bei 3 ♀♀ Gehör. Zwei Begattungen fanden am 29. März statt, am 11. April lagen beide ♀♀ tot auf dem Rücken. Nur das am 18. April begattete ♀ legte am 20. Juni Eier ab, fraß diese aber nach 6 Tagen selbst auf — wahrscheinlich waren sie unbefruchtet — und starb am 16. August.

Die ersten Wachstumsstufen habe ich später an 6 Bruten nochmals genau kontrolliert, um Gewißheit zu erhalten, daß die beiden ersten Häutungen immer in so erstaunlich kurzem, die 3. hingegen in unverhältnismäßig langem Abstand aufeinanderfolgen. Dies hat sich bestätigt. Die 1. Häutung erfolgte in 5 Fällen 5, in einem 4 Tage nach dem Schlüpfen (weitere 9 Notizen ergeben den Mittelwert von 5.3 Tagen); die 2. Häutung folgte der vorhergehenden stets im Abstand von 6, die 3. in 19—22 Tagen. Im Hinblick auf die Brutpflege ist gerade dieser Lebensabschnitt bedeutungsvoll; denn er stellt sozusagen die „Kindheit“ dar, die im Netz der Mutter verbracht wird. Kurz nach der 3. Häutung, durchschnittlich 34 Tage nach Verlassen des Eikokons, gehen sie ihrer eigenen Wege. Nicht in jedem Falle entfernen sie sich sogleich aus dem Netz; aber von diesem Zeitpunkt an verlieren sie ganz plötzlich und sehr merklich die Bindung an das mütterliche Netz. In den Käfigen, aus denen sie nicht ohne weiteres enttrinnen können, äußert sich dies in der Weise, daß sie die Kinderstube verlassen, unter das Bodentapetum kriechen, dort (oder zwischen Blättern am Rande des Netzes) eigene Röhren spinnen und in der Folgezeit jede Gelegenheit zur Flucht aus dem Käfig wahrnehmen. Auch bei den Jungen des Brutpflegenden *Theridion saxatile* dauert der Netzaufenthalt nach

NØRGAARD (1956, S. 188) „for about a month“ (ungefähr einen Monat). Die Gesamtlänge der in der Obhut der Mutter befindlichen *Coelotes*-Jungen beträgt kurz nach dem Schlüpfen aus dem Kokon 2,1—2,45 mm, nach der 1. Häutung (2,8—)3,15—3,50, nach der 2. Häutung 3,50—3,85 und nach der 3. Häutung 3,6—4,5 mm.

Die Zeit zwischen Paarung und 1. Eiablage betrug im geheizten Zimmer in drei notierten Fällen 36, 63 und 72, im Mittel also 57 Tage. Zwischen 1. und 2. Eiablage lagen nach 10 Aufzeichnungen 16 Tage (Grenzwerte: 4 und 28). Von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Jungen aus dem Kokon vergingen nach 22 Notizen durchschnittlich 24 Tage (14—34); bei Eiablagen im März war der Mittelwert etwas kürzer (23 Tage) und die zeitliche Streuung geringer (14—26) als bei solchen im Oktober (27; 20—34), wobei es sich in jedem Falle um mehr oder weniger vorzeitige Eiablagen im warmen Zimmer handelte. Die aufgezogenen ♂♂ blieben nach der Reifehäutung noch durchschnittlich 75 Tage am Leben. Ihre Gesamtlebenszeit betrug also rund 11½ Monate. Über die Lebensdauer beider Geschlechter im Freiland fehlen genaue Daten. Sechs im September oder Oktober gefangene adulte ♂♂ starben alle (im geheizten Zimmer) bald nach der Paarung. Von den aufgezogenen ♀♀ blieben zwei unbegattet nach der Reifehäutung noch rund 1 Monat am Leben, das begattete ♀ hingegen 125 Tage! Bei den aus dem Freiland geholten ♀♀ waren mir die Entwicklungsdaten natürlich unbekannt; doch ist — wiederum im Hinblick auf die Brutpflege — wichtig, wie lange diese nach dem Schlüpfen ihrer Jungen noch am Leben blieben. Im Mittel waren es in 23 notierten Fällen 54 Tage, und die Grenzwerte (33—81), bei denen lediglich einzelne, durch Experimente geschädigte oder verunglückte Tiere nicht eingerechnet sind, besagen, daß die ♀♀ in der Regel wenigstens so lange am Leben bleiben, bis ihre Jungen „selbständig“ geworden sind, d. h. bis sie den Netzkontakt lösen. Nur in einem Falle starb die Spinnenmutter, als ihre Jungen erst die 2. Häutung durchgemacht hatten, ohne ersichtlichen äußeren Anlaß. Ich überließ die Jungen zunächst ihrem Waisenschicksal, und nach 6 Tagen waren die Hungrigen schwarmartig über den Leichnam hergefallen, als dieser schon ganz weich und in Zersetzung befindlich war, und fraßen seine Weichteile größtenteils auf. Man darf also annehmen, daß die Mutter selbst eine gewisse Nahrungsreserve bei derartigen Unglücksfällen darstellt. Zwei ältere, aber noch durchaus aktive ♀♀ starben unzweifelhaft vor Schreck. Sie ließen sich beim Anfassen ihrer Käfige hintüberfallen und blieben tot auf dem Rücken liegen. Das gleiche Rückwärts-fallen wurde als Reaktion auf sehr starken Schreck (ohne Todesfolge) gelegentlich bei Jungtieren, aber nicht mehr bei Erwachsenen beobachtet. Die Möglichkeit einer Frühentwicklung einzelner Individuen, die ich schon 1955 allein auf Grund der Phänologie angenommen und

zur Erklärung der Sekundärperioden herangezogen hatte, ließ sich also erweisen. Die phänologische Kurve der ♂♂, die sich auf Fallenfänge stützt und sonach die Perioden natürlicher Bewegungsaktivität nachzeichnet, habe ich bereits 1955 (S. 132, Abb. 19) veröffentlicht. Die Primärperiode setzt gegen Ende Juli plötzlich ein, gipfelt im August und greift mit halber Kurvenhöhe über den September. Die Sekundärperiode steigt ab März langsam an und endet mit einem kleinen Gipfel im Mai. Der Monat Juni zwischen beiden Perioden ist fangfrei. Die Fangziffern stehen — auf die Maxima beider Perioden bezogen — im Verhältnis 20:1, und es ist meines Erachtens kein Zufall, daß dieses sich weitgehend mit dem Zahlenverhältnis zwischen aufgezogenen Tieren und frühentwickelten ♂♂ deckt, nämlich 50:2. Trotz der ermittelten Einzeldaten und aller sonstigen Beobachtungen aber war es mir noch nicht möglich, den *Lebensablauf* von *Coelotes terrestris*, der sich im Freiland nicht lückenlos verfolgen läßt, völlig zweifelsfrei zu rekonstruieren und mit der recht problematischen diplochronen Periodizität in Einklang zu bringen. Folgende Daten bzw. Beobachtungstatsachen stehen fest und bilden Fixpunkte für die Berechnung: die Anfang März oder noch später aus ihren Überwinterungsplätzen ausgegrabenen zahlreichen ♀♀ waren alle bereits begattet und legten durchweg befruchtete Eier ab; da sie sich noch in Kältestarre befunden hatten, mußte die Begattung vor Einbruch der Kälte, zurückgerechnet also frühestens im Spätherbst des Vorjahres, stattgefunden haben. Die meisten überwinternden ♀♀ beginnen erst Anfang April mit dem Netzbau (vgl. Überwinterung, S. 671). Erstgelege sah ich im Mai und Juni; weder im zeitigen Frühjahr noch im Herbst (ab September) wurden Eiablagen beobachtet. Ab Mitte Juli befanden sich in der Mehrzahl der Netze frisch geschlüpfte Junge, daneben Zweitgelege. Überwinternde ♂♂ habe ich nie gefunden, dagegen stets halbwüchsige Tiere neben überwinternden ♀♀. Die überwinternden Jungen, auf die ich zwischen dem 2. und 5. März beim Graben stieß, hatten nach Messungen an sechs ausgesucht größenverschiedenen Exemplaren folgende Körperdimensionen: Länge des Cephalothorax im Mittel 2,2 mm (Grenzwerte 1,7—3,0), des Abdomens 2,66 (2,4—3,0), des gesamten Körpers 4,8 (4,2—6,0). Aus Abb. 34 läßt sich ersehen, daß diese Größe mit der 4. bzw. 5. Häutung, also kurz vor Beginn der auch in Gefangenschaft eintretenden Latenzperiode, erreicht wird. Rechnet man vom Beginn der im Freiland durch absinkende Temperaturen auch exogen bedingten Ruhezeit — etwa Anfang Oktober — die Summe der Häutungsintervalle ($6+6+19+16=47$ Tage zurück, so bringt man als Schlüpftermin Mitte Juli heraus, der sich mit obengenannten Beobachtungen genau deckt. Zieht man die Embryonal- und frühe Larvalzeit von rund einem Monat ab, dann läßt sich Mitte Juni als Zeitpunkt für die Eiablage finden. Geht man die Zeit zwischen

Begattung und 1. Eiablage (= rund 2 Monate) weiter zurück, kommt man in die Mitte des April, also fast an das Ende der Latenzzeit. Hier geht die Rechnung nicht ganz auf; der Anschluß an die Paarungszeit im August—September läßt sich nur dadurch finden, daß man zur Überbrückung der winterlichen Ruheperiode und der vorhergehenden Begattung bzw. der nachfolgenden Weiterentwicklung eine ausgedehntere Keimruhe bzw. eine langsamere Eientwicklung annimmt. Die Wirkung exogener Faktoren (Winterkälte) allein dürfte hierfür nicht ganz ausreichen. In Anbetracht dessen, daß dieser Berechnung eine Entwicklungsgeschwindigkeit bei Zimmertemperatur zugrunde liegt, erscheint diese Annahme keineswegs herbeigezogen. Der Zyklus wurde absichtlich rückläufig berechnet, weil in dieser Richtung von sichereren Anhaltspunkten ausgegangen werden kann. Unsicher sind vor allem die engere Zeit der Paarung und der Beginn der Latenzperiode. Nimmt man als Zeit der meisten Paarungen die 2. Hälfte des August an, so könnte theoretisch die Eiablage noch im Oktober stattfinden. Da ich aber zu so später Zeit statt einer solchen höchstens noch einzelne größere Junge verspäteter Bruten in den Netzen festgestellt habe, ist entsprechend dem endogenen Wachstumsstop der Jungtiere auch eine ausgedehnte Keimruhe anzunehmen, deren Beginn endogen gesteuert ist, deren Dauer hingegen auch exogen bestimmt sein dürfte, so daß die Eientwicklung erst Anfang April beginnt oder ihren Fortgang nimmt. Wenn diese Voraussetzung zutrifft, würde der Lebenszyklus von *Coelotes terrestris* so verlaufen:

Die Jungen schlüpfen ab Mitte Juli, bleiben bis kurz nach der 3. Häutung (Mitte August) im Netz der Mutter, machen im Herbst noch 1 bis 2 Häutungen durch und überwintern halbwüchsig. Ab Anfang April setzen sie ihre Entwicklung fort und erreichen in der Regel bis zum August in beiden Geschlechtern die Reife. Die Paarung findet im August und September statt, die ♂♂ sterben im Laufe des Herbst. Die Eientwicklung sistiert bis zum Frühjahr, die begatteten ♀♀ überwintern, bauen im April wieder Netze, fertigen ab Mai ihre Eikokons, aus denen ab Mitte Juli Junge schlüpfen. Die ♀♀ sterben nach etwa 2 Monaten.

Der Entwicklungszyklus wäre also ähnlich dem der zweisommerigen Kreuzspinne (vgl. WIEHLE 1931, S. 72) mit dem Unterschied, daß bei dieser die Eiablage noch im Herbst stattfindet, worauf die ♀♀ zugrunde gehen und die Jungen schon im Mai schlüpfen.

Ein weiteres Problem bilden die zur Sekundärperiode im April und Mai auftretenden wenigen ♂♂. Einmal ist ungewiß, ob diese (wie ich annehme) ausschließlich frühentwickelte Tiere sind oder ob sich unter ihnen auch Überwinterer befinden; zum anderen ist zweifelhaft, ob zu dieser Zeit Paarungen stattfinden.

Die diesbezüglichen Mitteilungen älterer Autoren sind recht unverbindlich gehalten und helfen hier nicht weiter. SIMON (1864, S. 142) fand ♀♀ mit Jungen im August; nach L. KOCH (1868, S. 45) sind beide Geschlechter in den Alpen schon im Juli, in ebenen Gegenden erst im August entwickelt. In der Gegend von Nürnberg fand L. KOCH (1877, S. 33) „♂♂ und ♀♀ von Mitte Juli bis Ende Oktober entwickelt“. Nach GERHARDT (1928, S. 617) findet man „im August reife Tiere beiderlei



Abb. 35. Inmitten des (aufgeschnittenen) Wohnraums häutet sich ein Junges im Sitzen. Während sein Prosoma schon frei ist und die Exuvie sich eben vom Abdomen löst, stecken alle Beine noch in der alten Haut. Durch die absonderlichen Bewegungen des Jungen angelockt, ist die Mutter von ihrem Lauerposten zurückgekehrt und betastet es sehr eingehend

Geschlechtes, außerdem schon ♀♀ mit Jungen ..., auch noch unreife ♀♀“. M. DAHL (1931, S. 25) schreibt: „Reife Tiere findet man vom April ab, vom Mai ab findet man auch die jungen Tiere. Auch im Herbst findet eine Eiablage statt, da man im August die Kopulation beobachtete und im September ♀♀ mit Jungen fand (SIMON, DAHL).“ Der Leser wird bemerken, daß sich diese Feststellungen auch ohne die Annahme einer 2. Eiablage im Herbst zwanglos in den von mir gefolgerten Entwicklungsverlauf einordnen lassen. NIELSEN (1932, S. 119) nennt für *C. terrestris* den Juli als Zeit der Eiablage; von *C. atropos*, der denselben Zyklus zu haben scheint, hat er im Herbst adulte Individuen beiderlei Ge-

schlechtes, die der Brut des Vorjahres entstammten, am 5. Juli frisch abgelegte Eier und noch Mitte August ♀♀ mit Jungen gefunden (S. 118).

Auch die Häutung von *Coelotes* zeigt eine Besonderheit, die schon GERHARDT (1928, S. 618) aufgefallen war. Er traf das Wesentliche, als er (auf *C. atropos* bezogen) schrieb, „daß die Häutung bei dieser Art ungewöhnlich leicht und anscheinend in jeder Lage vonstatten geht. Auch wenn die Spinnwarzen nicht angesponnen sind, gelingt es dem Tier, wie an 2 Weibchen beobachtet wurde, Körper und Beine unverseht aus der Exuvie zu ziehen; andere Spinnen würden bei so ungünstigen Häutungsbedingungen zugrunde gehen“. Der Häutungs Vorgang selbst unterscheidet sich, soweit ich sah, in keiner Weise von dem anderer Spinnenarten; auch vollziehen ihn die Tiere in der Regel in Hängelage an der Röhrendecke. Danach spinnen sie die Exuvie wie einen Beutestück seitlich an der Röhrenwand leicht an, so daß es aussieht, als sei sie

hingeklebt. Doch habe ich nicht selten Junge gesehen, die sich im Wohnraum des mütterlichen Netzes vom Haufen der um eine Beute gescharten Geschwister abgesondert haben, um sich am Rande oder sogar inmitten des Röhrendurchganges „schnell“ zu häuten, wozu sie immerhin 30—45 min brauchten. Dabei geschah es wiederholt, daß sie von der angreifenden Mutter überrannt und um ihre Längsachse gerollt wurden oder daß Geschwister über sie hinwegstiegen. Ganz gleich, in welcher Stellung sich dieser einschneidende Vorgang vollzog, ob aufrecht sitzend (vgl. Abb. 35) oder auf der Seite liegend, in jedem der etwa 30 beobachteten derartigen Fälle sah ich das frisch gehäutete Junge unversehrt seines Weges gehen, auch wenn ich einen glücklichen Ausgang für unmöglich gehalten hatte. In der Regel häuten sich die Jungen in der Kinderstube. Inwieweit auch ältere Individuen während der Häutung Störungen vertragen, habe ich nicht geprüft. Die frischgehäuteten Jungen sind einen Tag lang hell gefärbt; während dieser Zeit fällt der gleichmäßige, aber spärliche Besatz ihres Abdomens mit langen, schwarzen Haaren besonders auf.

VI. Paarung, Eiablage und Schlüpfen der Jungen

Die Paarung war bisher der einzige genauer bekannte Abschnitt aus der Biologie von *Coelotes*. GERHARDT (1928, S. 117) hat sie im Rahmen seiner sexualbiologischen Studien an Spinnen an 2 Pärchen von *Coelotes atropos* beobachtet. Seine Beschreibung ist zwar sehr knapp, trifft aber das Wesentliche des Kopulationsaktes selbst und stellt die vergleichend wichtigen Punkte klar heraus. Nur dem Paarungsvorspiel hat er keine weitere Beachtung geschenkt; doch hat gerade dieses für den Beobachter etwas so Reizvolles, daß er darüber vergessen könnte, nach den Auslösemechanismen zu fragen. Ich habe diese Frage zwar gestellt, aber noch keine Möglichkeit gesehen, dieses Verhalten mit Hilfe von Attrappen oder der Reproduktion spezifischer, von werbenden ♂♂ verursachter Netzerschütterungen zu analysieren. Nach einer Reihe mißglückter Versuche habe ich es aufgegeben, mich eingehender damit zu befassen, weil mir diese Spinnenart nicht dafür geeignet erschienen ist, die bei meinen vorher durchgeführten paarungsbiologischen Untersuchungen an *Phoneutria fera* gewonnenen Ergebnisse und aufgetretenen Fragen zu erweitern bzw. zu klären. Beide Geschlechter sprechen nämlich außerordentlich fein auf die Netzerschütterungen und Berührungsreize des Partners an, und das ♀ verhält sich während des Paarungsvorspiels nicht passiv wie bei vielen Arten ähnlichen Paarungstyps, sondern wirkt durch Annäherung an das ♂ oder Entfernung von ihm offensichtlich stimulierend.

Das ausgedehnte und wechselvolle *Paarungsvorspiel* bietet im Grunde immer dasselbe Bild wechselseitiger Annäherung, die mit fast spiele-

risch—neckender Grazie vor sich geht. Dem nachstellenden ♂ gegenüber verhält sich das ♀ anfangs immer „spröde“. Es läßt sich wohl kurz betasten und bestreichen, entzieht sich aber bald weiteren „Zärtlichkeiten“. Dann gibt das ♂ seine „Bemühungen“ vorerst auf, bleibt irgendwo wie unbeteiligt sitzen und treibt Körperpflege. Nach einiger Zeit begibt sich das ♀ in seine Nähe. Setzt „er“ seine Zudringlichkeiten daraufhin noch nicht fort, betastet und streichelt „sie“ ihn sogar. Da kann er nun nicht mehr „widerstehen“ und beginnt wieder, sie lebhaft

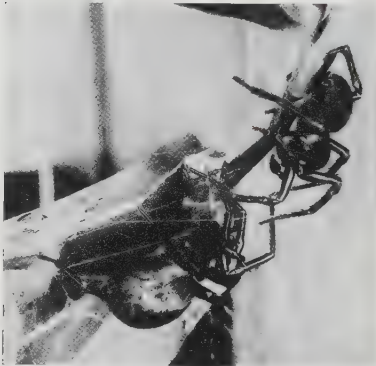


Abb. 36



Abb. 37

Abb. 36. *Coelotes*-Pärchen beim Paarungsvorspiel. Als das ♂ (rechts) nach wiederholten, vergeblichen Annäherungsversuchen seitab sitzen bleibt, kommt das ♀ zu ihm und betastet es
Abb. 37. Ein ♂ (oben) umfaßt vor der Begattung mit seinen Cheliceren 2 Tibien des bereits kataleptischen ♀ und zerrt an ihnen

mit den Vorderbeinen zu bestreichen. Abermals entzieht sie sich ihm, und er scheint wieder jede „Lust“ zu verlieren. Sitzt er „teilnahmslos“ seitab, kommt sie zu ihm (Abb. 36); macht er einen Annäherungsversuch, wendet sie sich ab, bis die Paarungsbereitschaft beider schließlich so gesteigert ist, daß sie die Begattung vollziehen läßt oder ihn dadurch, daß sie von vorne direkt auf ihn zueilt, dazu auffordert.

Die *Begattungsstellung* entspricht dem *Agelena-Lycosa*-Typ (GERHARDT 1924, S. 157), den ich auch bei *Phoneutria* festgestellt und für diese Art ausführlich beschrieben und illustriert habe. Das ♂ besteigt von vorne her den Rücken des ♀, so daß die Geschlechtspartner in entgegengesetzter Richtung stehen. Zur Tasterinsertion stellt sich das ♂ dann schräg zur Körperachse des ♀ und beugt seinen Vorderkörper neben dessen Abdomen tief herab, um mit seitwärts gestrecktem Palpus die Vulva zu erreichen. Jeder Taster wird — wie das für diese Begattungsstellung bezeichnend ist — von der gleichnamigen Seite des ♀ her in die Vulva eingeführt, der rechte also an der rechten Körperseite des ♀ vorbei in die rechte Samentasche und umgekehrt. Die Taster werden — mit dem rechten oder linken beginnend — nacheinander

gebraucht, und jeder wird nur einmal und über 1 Std lang mit unregelmäßig wiederholter Schwellung der Tasterblase inseriert. Zwischen dem Palpenwechsel entsteht entweder eine kurze oder lange Pause. Im letzten Falle trennt sich das Paar und leitet die Insertion des anderen Palpus mit erneutem, aufgedehntem Vorspiel ein.

Sieben Paarungen von Käfigtieren habe ich genau protokolliert, eine Reihe weiterer wenigstens teilweise beobachtet. Jede verlief anders.

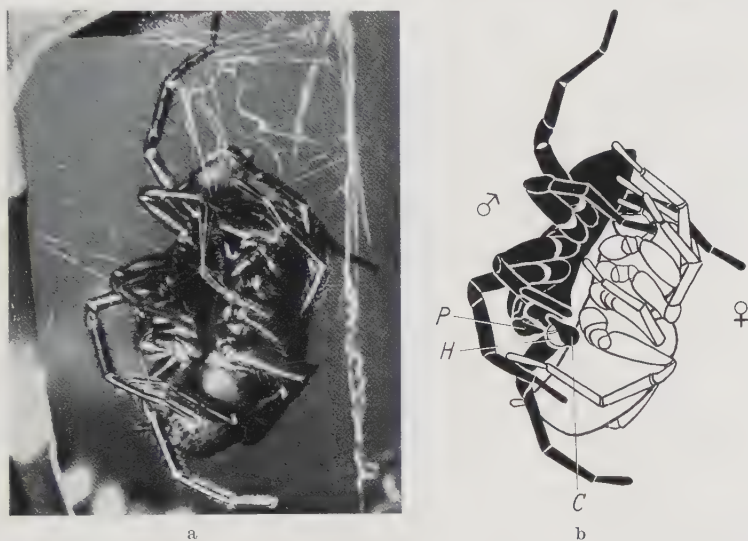


Abb. 38. a Begattung in Hängstellung (vgl. dazu Übersichtsskizze 38 b). b Übersichtsskizze zu Abb. 38a. C Cymbium; H aufgetriebene Tasterblase des inserierten rechten Palpus; P linker Palpus

Vor allem wechselte die Orientierung der Partner im Raum. Die Begattung erfolgte teils in Horizontalstellung auf hochliegender Netzfläche, in der Wohnröhre oder auf dem Bodentapetum, teils in Vertikalstellung, wobei das ♀ entweder mit dem Kopf nach oben (Abb. 38) oder nach unten hing. Bei Hängstellung des ♀ ändert das ♂ auch seine Stellung zu ihm mehr oder minder, so daß beide einander fast die Bauchseiten zukehren (Abb. 38) oder das ♂ in nahezu rechtem Winkel zur Körperlängsachse des ♀ steht. Als Beispiel für ihren Verlauf im einzelnen sei eine Paarung hier vollständig beschrieben.

♀ Nr. 27 in das Netz von ♂ Nr. 30 gesetzt, das sich in einem Becherglas befand und aus drei übereinanderliegenden, runden Tapeten bestand.

Das eingesetzte ♀ geht sofort auf den Käfigboden, das ♂ folgt ihm augenblicklich und bestreicht mit den beiden vorderen Beinpaaren, vor allem mit I, schnell und erregt die Hinterbeine und das Abdomen des ♀, das währenddessen unbeweglich sitzen bleibt. Dann putzt das ♂ seine Palpen.

Nach 3 min¹: Als daraufhin das ♀ einige Schritte weggeht, folgt ihm das ♂ sofort wieder und bestreicht hastig dieselben Stellen. Das ♀ bleibt sitzen. Erneut putzt das ♂ 2 min lang seine Palpen. Als das ♀ weglaufen will, wird es vom ♂ mit den Vorderbeinen festgehalten und hastig gestreichelt. Als das ♂ damit aufhört, will das ♀ wieder weglaufen. Das ♂ hält es jedoch fest und bestreicht es. Das wiederholt sich 3mal. Dann entfernt sich das ♀ doch schnell um ein kurzes Stück. Das ♂ bleibt bewegungslos sitzen. Pause, d. h. Bewegungslosigkeit beider Tiere ab 6 min.

Nach 10 min 20 sec: Das ♀ geht ein Stück auf das ♂ zu, erklettert dann das 1. Tapetum und bleibt darauf sitzen. Das ♂ rührt sich nicht.

Nach 13 min: Nun steigt das ♀, schneller als vorhin kletternd, auf das obere Tapetum.

Nach 13 min 55 sec: Das ♂ wendet sich dem ♀ zu, zittert deutlich sichtbar am ganzen Körper, nähert sich dem ♀ bis auf 1,5 cm, putzt sich lebhaft die Palpen und zuckt im Rhythmus des Palpenputzens schwach mit dem Abdomen.

Nach 15 min 45 sec: Das ♀ entfernt sich vom ♂, das sein Putzen einstellt. Pause ab 16 min 10 sec.

Nach 18 min 50 sec: Das ♀ nähert sich dem ♂ bis auf 2 cm. Dieses bleibt ruhig sitzen. Pause.

Nach 22 min 50 sec: Das ♂ nähert sich dem ♀ etappenweise bis auf 1 cm, zittert dazwischen am ganzen Körper, so daß auch das Netz in sichtbare Vibration gerät. Pause ab 23 min 50 sec.

Nach 24 min 30 sec: Das ♀ wendet sich ab und steigt 3 cm höher. Nach kurzer Pause steigt es wieder ab und nähert sich durch die Wohnröhre dem ♂ von hinten. Dieses rührt sich nicht. Als bald entfernt sich das ♀ wieder, klettert hoch und nähert sich dem ♂ dann abermals auf demselben Wege bis auf 1 cm. Als das ♂ sich zu ihm umdreht, entfernt es sich, läuft unruhig im Netz herum, kommt wieder in die Nähe des ♂ zurück, entfernt sich abermals, verweilt einige Zeit auf dem 3. Tapetum und steigt dann auf anderem Wege zum ♂ ab, um 0,5 cm (von den Vorder-tarsen ab gerechnet) von ihm entfernt stehenzubleiben. Das ♂ rührt sich nicht.

Nach 31 min 25 sec: Das ♀ geht nun „entschlossen“ frontal auf das ♂ zu und betastet es. Dieses besteigt sofort den Cephalothorax des ♀ und bestreicht dessen Abdomen 30 sec lang. Nach kurzem Palpenputzen versucht es, das in Hängstellung befindliche ♀ zu drehen. Daraufhin entfernt sich das ♀ 2 cm weit, und als das ♂ folgt, dreht es sich zu ihm um, so daß sich beide frontal gegenüberstehen. Nun besteigt das ♂ den Cephalothorax des ♀, bestreicht es am Abdomen und nimmt dann die Paarungsstellung ein, indem es — ein Stück weiter über das ♀ steigend — seinen Vorderkörper neben der rechten Abdomenseite des ♀ tief herabbeugt. Sein Abdomen steht schräg über dem weiblichen Cephalothorax. Dann streicht es mit den Dorsalflächen der Cymbia beider Palpen abwechselnd ein paarmal schnell über die Abdomenseite des ♀. Ohne vorher mit dem rechten Palpus über die Ventral-seite des Abdomens gestrichen und nach der Epigyne gesucht zu haben, inseriert es diesen dann zielsicher in der Vulva. Sogleich schwillt die Tasterblase in unregelmäßigem Rhythmus und bleibt von da an stets sichtbar und leicht geschwollen. Ihre Füllung erfolgt in Intervallen von 20, 10, 8, 8, 8, 5, 10, 3 sec entweder stoß-artig vom halben bis zum vollen Umfang oder in 2—3 kleineren Schüben. Dazwischen schwillt sie im Verlaufe von durchschnittlich 8 sec wieder ab. Alle linken Beine des ♂ sind abgewinkelt auf das Netz gestützt, alle rechten auf irgendwelche Körperteile des ♀ gelegt. Von diesen liegt der Tarsus des I. auf dem Abdomenende des ♀, Bein II über dessen Abdomen und linkem Hinterbein, III ist zwischen deren linken Coxen II und III aufgestützt und IV über dessen Bein II links gelegt.

¹ Zeit nach Zusammensetzen des Pärchens.

15 sec nach Beginn der Insertion setzt beim ♂ ein Zucken des Gesamtkörpers ein, das anfangs unregelmäßig und in größeren Zeitabständen erfolgt und stets mit einer der stärkeren Blasenschwellungen zusammenfällt. Nach weiteren 15 min zuckt das ♂ bei jeder Schwellung in Zeitabständen von 12, 10, 16, 18, 21, 18 sec. Ab 36 min (jetzt immer ab Insertionsbeginn gerechnet) zuckt es jedesmal 2mal kurz hintereinander, und ebenso erfährt die Tasterblase eine Doppelstoßauftreibung. Ab 40 min erfolgt wieder ein einfaches Zucken mit kleinen Blasenschwellungen in den Zeitabständen von 20, 15, 17, 17, 19, 27, 15, 20, 12, 10, 42, 10, 10 sec; ab 50 min in 16, 13, 8, 8, 9, 8, 4, 7 sec; ab 60 min — schwächer werdend — in 6, 11, 6, 13 sec; ab 80 min nochmals stark in 19, 6, 11, 5 sec. Dazwischen bestreicht das ♂ die Partnerin kurz mit den Vorderbeinen. Dann löst es den Taster plötzlich und ruckartig aus der Vulva. Seine Insertion hat genau 1 Std 27 min gedauert. Das ♂ bleibt über dem zusammengekauert und kataleptisch daliegenden ♀ stehen und schüttelt es alsbald kräftig mit allen Beinen. Um dann auf dessen linke Seite zu kommen, schiebt und dreht es mit dem linken Vorderbein dessen Abdomen auf die andere Seite, beugt seinen Vorderkörper schräg herab, bleibt aber dann ohne Streichen oder Insertionsversuch in Paarungsstellung und putzt seine Palpen. Nach 3½ min wird das ♀ wieder aktiv, beide gehen fast gleichzeitig ein Stück vorwärts, also in entgegengesetzter Richtung, und damit hat sich das Paar getrennt. Beide bleiben eine Weile unbeweglich sitzen, dann steigt das ♀ auf das obere Tapeum. Als bald folgt ihm das ♂ ein Stück.

9 min (nach der Trennung): Das ♂ begibt sich zum ♀, dieses entfernt sich, und so kommt es zu denselben, pausenreichen Nachstellungen beider wie am Anfang.

Nach 11 min 20 sec: Als das ♀ ruhig sitzen bleibt, nähert sich ihm das ♂ bis auf 0,5 cm, wandert dann unstet im ganzen Netz herum, putzt sich, zittert am ganzen Körper, setzt seine Wanderung fort und spinnt dann breite Fadenbänder über verschiedene, keineswegs ausbesserungsbedürftige Netzstellen. Anschließend putzt es 15 min lang seine Palpen und Beine und streicht zwischendurch mit beiden Palpentarsen synchron über die Seitenränder der Cheliceren.

Nach 24 min 30 sec: Erst jetzt rührt sich das ♀ etwas; doch das ♂ schließt an das Beinputzen auch noch eine gründliche Körperreinigung an, speichelt der Reihe nach die Tarsen aller Beine ein und reibt damit lebhaft an allen erreichbaren Körperstellen.

Nach 27 min 30 sec: Das ♂ geht wieder im Netz umher, betastet mit den Palpen intensiv die Paarungsstelle und entfernt sich spinnend.

Nach 31 min: Als nun das ♀ ein paar Schritte macht, bleibt das ♂ ruhig sitzen.

Nach 34 min 20 sec: Nach einer Pause von 3 min geht das ♀ direkt auf das ♂ zu, das es sofort von vorne her besteigt. Das ♀ befindet sich diesmal in Hängestellung (Kopf nach unten). Mit dem jetzt gebrauchten linken Taster macht das ♂ wenige streichende Bewegungen über die Unterseite des weiblichen Abdomens, mit denen es jetzt die Vulva wirklich zu suchen scheint. Nach gelungener Insertion schwillt die Tasterblase stark an und behält ihren Umfang 20 min lang unverändert bei.

15 min nach Insertionsbeginn setzt beim ♂ allmählich das Körperzucken ein, ohne daß die Blasenschwellung sich zunächst sichtbar verändert. Erst nach weiteren 5 min erfolgt das Zucken in kürzeren Intervallen (18, 8, 15, 12, 16 sec) und geht mit einer stoßweisen Erweiterung der Tasterblase einher, deren Volumen anschließend jedesmal nur geringfügig abnimmt. 50 min nach der Insertion setzt heftiges, stoßweises Zucken mit starker Blasenschwellung in Zeitabständen von 16, 13, 9, 5, 5, 13, 9, 10 sec ein. Nach 1 Std 13½ min wird der linke Taster gelöst, und das Paar trennt sich.

Außer den bisher mitgeteilten Handlungen habe ich während der Paarungsvorspiele noch folgende wiederholt, doch nicht jedesmal beobachtet: bei beiden Geschlechtern ein Trippeln am Ort und bei kreisförmiger Drehung; ein schnelles Trommeln mit den Vorderbeinen auf das Netz oder ein Darüberstreifen; bei ♂♂ allein ein Trommeln mit den Palpen sowie ein Zucken oder Vibrieren des Abdomens. Auf Reproduktionen derartiger Netzerschütterungen in der im 2. Teil dieser Arbeit beschriebenen Weise sprachen auch in sexueller Erregung befindliche ♀♀ kaum an. Das Palpentrommeln der ♂♂ hört sich nach Umwandlung



Abb. 39. Ein ♂ läßt am Rande des Netz-tapetums des ♀ soeben einen weißen Spermatropfen austreten

der Netzerschütterungen in elektroakustische Schwingungen wie ein eigenartiges, helles, kurzes und metallisches Hämmern an, das von anderen stoßweisen Netzerschütterungen leicht unterscheidbar ist. Die Vorsicht der auf Weibchen-Netze gesetzten *Coelotes*-♂♂ ist im Vergleich zu werbenden ♂♂ anderer Spinnenarten verhältnismäßig gering. Obwohl manche von ihnen von den ♀♀ vertrieben wurden, sah ich für keines eine ernsthafte Gefahr, da die Ausfälle paarungsunwilliger ♀♀ nur Schein-

angriffe waren, vor denen die ♂♂ sich mit großer Schnelligkeit und Gewandtheit in Sicherheit zu bringen verstanden. Als sicher sehr seltene Ausnahme bei Spinnen sah ich einmal sogar, wie ein ♂ auf das zum Schein angreifende ♀, auf dessen Netz es kurz zuvor gesetzt worden war, losging und es totbiß. Das Erfassen der weiblichen Patellen oder Tibien mit den Cheliceren, das nach HOLZAPFEL (1935) für *Agelena*-♂♂ typisch sein soll, sah ich nur 3mal bei verschiedenen ♂♂ und, wie Abb. 37 (S. 730) zeigt, auch in Hängestellung. Dabei zerrten die ♂♂ an Extremitäten der bereits kataleptischen ♀♀, als wollten sie sie in eine günstigere Stellung bringen, bemühten sich aber so wenig, dies wirklich zu tun, daß die Handlung als ritualisiert und wegen ihrer unregelmäßigen Ausführung vielleicht sogar als Atavismus betrachtet werden darf. Nach bestimmten, stereotypen Streichbewegungen der ♂♂ mit Palpen oder Vorderbeinen am weiblichen Körper kurz vor der Insertion, die bei der oben beschriebenen Paarung auffielen und als artspezifische und artisolierende Schlüsselreize dienen könnten, habe ich bei anderen Paarungen vergeblich gesucht.

Die noch unbekannte *Spermaaufnahme* habe auch ich nicht gesehen. Ein ♂ biß eines frühen Nachmittags, rund 2½ Std nach beidseitig vollzogener Begattung am Rande des Tapetums ein ovales Loch in das

Gewebe des ♀, ähnlich wie dies GERHARDT (1923, S. 20) für *Agelena*-♂♂ beschrieben hat, setzte sich unbeweglich daneben und ließ, als ich gerade die Kamera darauf einstellte, völlig unerwartet einen trübweißen Spermatropfen austreten (Abb. 39). Vom Blitzlicht erschreckt, versteckte es sich und ließ mich stundenlang vergebens auf die Aufnahme des Spermas warten. Andere ♂♂ machten noch mehrere Stunden nach der Paarung keine Anstalten hierzu. Ein *Begattungszeichen* ist an der Epigyne nur andeutungsweise zu sehen.



Abb. 40

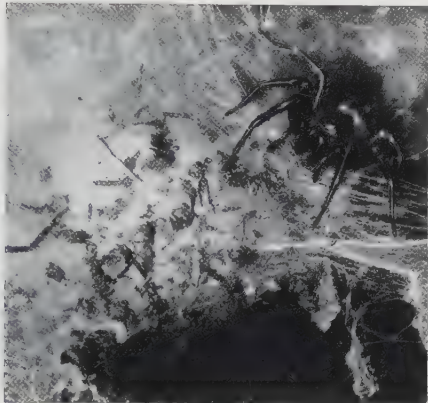


Abb. 41

Abb. 40. Ein ♀ trägt zur Tarnung seines Eikokons mit den Cheliceren Humuspartikel herbei. In der Mitte des Bildes ist die Anlage einer großen, tunnelförmigen Primäröffnung zu erkennen, die beim Überspinnen des Kokons mit einigen radiären Fäden wieder verschlossen worden ist

Abb. 41. Getarnter Eikokon im unteren Teil des „Daches“. Hinter der Netzwand verläuft die Wohnröhre

Die *Eiablage* erfolgte bei meinen gekäfigten Tieren stets nachts. Ich konnte nur Teilhandlungen davon beobachten, so die Anfertigung der Grundplatte und das Überspinnen des Geleges, nicht die Ablage selbst. Die beobachteten Handlungen boten keine Besonderheit. Form, Farbe und Eizahl des Kokons hat HOLM (1940, S. 80) bereits beschrieben. Die Grundplatte ist flach, das Deckgespinnst mehr oder minder stark gewölbt. Beide sind reinweiß. Auf die Eizahl schloß ich durch gelegentliche Zählung der ausgeschlüpften Jungen. Sie beträgt bei Erstgelegen um 80 Stück. Die festgestellte Höchstzahl war 114. HOLM zählte 67 Eier. Der fertiggestellte Kokon wird — was NIELSEN (1932, S. 109) bereits erwähnt hat — in der Regel getarnt. Dazu nehmen die ♀♀ mit den Cheliceren kleine Humuspartikel vom Boden auf, die sie in stundenlanger Transportarbeit zum Kokon tragen und auf dessen Deckgespinnst legen oder drücken (Abb. 40). Soweit ich sehen konnte, werden die Partikel weder bekaut noch befeuchtet. Das Tarnmaterial ist unregelmäßig und zum Teil sehr lückenhaft angeordnet (Abb. 41) und manchmal

nur andeutungsweise vorhanden (Abb. 42). Entfernt man alles kurz vor Abschluß dieser Teilhandlung, wird der Kokon ungetarnt gelassen. Die Eipakete werden von Käfigtieren alle außerhalb der Wohnröhre, jedoch meist in unmittelbarer Umgebung des Wohnraumes abgelegt, und zwar mit Vorliebe an einer schräg bis steil gestellten Gespinstfläche, insbesondere an Grenzflächen des Füllgewebes, nicht selten auch einfach auf dem darüberliegenden Tapetum (Abb. 41). Durch nachträgliche, im Anschluß an das Überspinnen des Geleges erfolgende, wand-



Abb. 42



Abb. 43

Abb. 42. Aus den nahe beieinanderliegenden Kokons sind die Jungen hier ausnahmsweise fast gleichzeitig geschlüpft. Während sich aus dem Zweitgelege (unten) erst einige befreit haben, sind die des Erstgeleges, bei denen die Mutter sitzt, schon alle geschlüpft und unternehmen ihre ersten Ausflüge. Dieses Netz war noch wenig ausgebaut, hatte zeltartige Form und eine ausnehmend kurze Wohnröhre, deren Öffnung unten zu sehen ist

Abb. 43. Geschlüpfte Junge werden von der Mutter durch Auflegen eines Palpus immer wieder kontrolliert. (Gleiches Netz wie in Abb. 42)

artige Verstärkung des kokontragenden Gewebes entsteht zwischen diesem und der Röhrenwand ein unvollständig abgeschlossener und von Füllgewebe durchsetzter Raum, die Kinderstube. Das Zweitgelege wird neben dem ersten untergebracht (Abb. 42). Ein drittes wurde von keinem ♀ hergestellt. Die Kokons werden nach meiner Beobachtung keineswegs mit besonderer Aufmerksamkeit bewacht. Auf Netzerschütterungen in deren Nähe sah ich die ♀♀ nicht schneller oder heftiger reagieren als auf solche an irgendeiner anderen Stelle des Verteidigungsbereiches.

Das Schlüpfen der Jungen aus dem Kokon erfolgt in der Regel während der Nacht. Am kommenden Morgen sind alle Jungen bereits frei und sitzen mehr oder minder dicht gedrängt in der Kinderstube. Der verlassene Kokon bleibt stets an der alten Stelle hängen. An 2 Gelegen konnte ich den Schlüpfakt von Anfang an verfolgen, an 6 weiteren die Vorgänge beobachten, nachdem sich bereits das 1. Drittel oder die

Hälfte der Jungen befreit hatte. Das Auskriechen der Jungen erstreckt sich über mehrere (bis zu 6) Stunden. In jedem Falle machten die Mütter einen sehr „nervösen“ Eindruck. Sie waren durch das Ereignis offensichtlich überrascht und beunruhigt. Ihre Nervosität äußerte sich nicht nur in schnellen, ruckartigen Bewegungen und in einer starken Erhöhung des Aktualsiegels, die sie zunächst auf die geringste Netzerschütterung reagieren ließ, sondern auch in einer wiederholten Spinn-tätigkeit entlang der Röhrenwand, die angesichts dieser Ereignisse ganz unsinnig erschien und nur als eine Übersprunghandlung angesehen werden konnte. Äußerst mühsam und unbeholfen bahnten sich die Jungen einen Weg durch das dichte Fadengewirr des Kokons, wobei die ersten in großen Zeitabständen hintereinander (30—60 min) durch eine kaum wahrnehmbare Öffnung erschienen. Sobald das 1. Junge sichtbar wurde und mit allen Beinen strampelnd die äußeren Kokonfäden auseinanderdrängte, eilte, durch die Netzerschütterungen angelockt, die Mutter herbei und betastete das Junge — weit herabgebeugt — mit einem oder beiden Palpen, wie dies in einem anderen Falle Abb. 43 zeigt, wandte sich dann wie entrüstet um und ging weg. Sobald das 1. Junge frei war und zunächst ruhelos im dichten Gespinnst rings um den Kokon umherkrabbelte und das 2. Junge an der Oberfläche des Kokons erschien, eilte die Mutter bald zu dem einen, bald zu dem anderen hin, betastete jedes mit den Palpen oder ließ eine Zeitlang die Tarsusspitze eines Vorderbeines auf einem Jungen ruhen, um sich dann ruckartig wieder abzuwenden. Besonders bezeichnend für das Verhalten der Mutter in dieser Situation ist folgende Beobachtung: Eines der ersten schlüpfenden Jungen hatte sich zwischen den äußersten Kokonfäden verstrickt und in eine hoffnungslos erscheinende Situation hineinmanövriert. Perioden heftigen Strampelns wechselten mit Erschöpfungspausen ab. 1½ Std lang kämpfte das Junge mit den tückischen Fäden, bis es dann von mir befreit wurde. Viele Male haben seine ruckartigen, zerrenden Bewegungen die Mutter herbeigelockt. Sie betastete ihr Junges prüfend, half ihm aber weder mit einer Beinbewegung, mit der sie die Fäden hätte auseinanderdrängen können, noch mit einem befreienden Biß. Auch das Junge machte keinen Versuch, die Fesseln zu durchbeißen. Die geschlüpfen Jungen konzentrieren sich wenigstens in der ersten Zeit auf die Umgebung der oberen Röhrenhälfte. Oft sitzen sie in diesem Bereich dichtgedrängt außen an der Röhrenwand, über die innen unter Umständen ihre Mutter läuft. Auf leichtes Zupfen mit der Nadel am Netz krabbeln sie, auf Klopfen verharren sie unbeweglich. Bei gleichzeitiger Bewegung zahlreicher Junger sah ich manchmal sehr beunruhigte Mütter sich vertikal an die Röhrenwand hängen und mehrmals heftig an ihr reißen, worauf die Jungen bis auf wenige „unfolgsame“ sofort ruhig waren. Im Verlaufe der nächsten Stunden und Tage nach dem

Erscheinen der Jungen nimmt das Interesse der Spinnenmütter an dem Gekrabbel in der Kinderstube mehr und mehr ab. Es stellt sich eine deutliche richtungsbezogene Reaktionsminderung ein, von der im 2. Teil dieser Arbeit noch die Rede sein wird. Diese kann soweit gehen, daß es gelungen ist, noch $2\frac{1}{2}$ Tage nach dem Schlüpfen der Jungen aus dem Erstgelege ein erwachsenes ♀ einer *Xerolycosa* entlang dem Röhrendach in die Wohnung laufen zu lassen, in der die *Coelotes*-Mutter saß; und diese ließ es sich sogar gefallen, daß die Lycoside an der Röhrenwand ein Stück abstieg und die Netzsassassin durch Auflegen beider Vorderbeine auf ihr Abdomen etwa 1 min lang berührte! Unbehelligt entfernte sich der Eindringling dann wieder über das Röhrendach.

Zusammenfassung

Coelotes terrestris (WIDER) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in den geschlossenen Laub- und Nadelwäldern besserer Bonität auf lehmigen Böden und kommt in erster Linie in Berggegenden vor. Von dort strahlt sie aber weit auf die Sandböden der Ebene aus und kompensiert dabei die Feuchtigkeitsdifferenz zwischen Lehm- und Sandboden durch ihren Aufenthalt in Gebieten mit hohem Grundwasserstand. Den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen entsprechend ist ihr Vorkommen in Verbreitungsrandgebieten inselartig. Wenn sie stellenweise auch in Grenzgebieten möglicher Besiedlung, wie sie scheinbar trockene, dürrtige Föhrenbestände darstellen, eine überraschend hohe Populationsdichte erreicht, ist dies nicht auf ein Optimum an Faktorenkonstellation schlechthin, sondern auf die Unmöglichkeit einer Ausbreitung in angrenzende Trockengebiete zurückzuführen.

Coelotes ist eine Bodenspinne. Auf lehmigen Böden lebt sie in Laubstreu, in Bodenspalten unter den flach ausgebreiteten Wurzeln von Fichten, auf Sandboden in hochwüchsigen Moos (*Hypneen*, nicht *Sphagnum*), vor allem aber in der Rohhumus- und Streuschicht, die sockelartig den Fuß von Föhrenstämmen umgibt, und überall gerne unter großen, tiefliegenden Steinen. Bewohner von Kiefernstämmen legen ihre Netze mit Vorliebe zwischen Borke und umgebender Rohhumus- bzw. Streuschicht an. Um einen Kiefernstamm von nur 16 cm Durchmesser wurden bis zu fünf bewohnte Netze gefunden. Eine Prävalenz von Kiefernborke war im Wahlversuch nachweisbar, desgleichen eine solche von Rohhumus vor ebenso feuchtem Lehm- oder Sandboden verschiedener Körnigkeit. Dank seiner beträchtlichen Wasserkapazität und guten Wärme-Isolation bietet der Rohhumus diesen Spinnen auch in Trockengebieten eine Existenzmöglichkeit. Resistenzversuche ergaben, daß *Coelotes* zwar auf die Dauer eine weitgehende Wasserdampfsättigung der Luft benötigt, daß aber seine Widerstandsfähigkeit gegenüber einer relativen Luftfeuchtigkeit von 30—75% im Vergleich

zu anderen feuchtigkeitssuchenden Bodentieren recht groß ist. Die Resistenz aller Jugendstadien ist höher als die der Erwachsenen. Während sich aber die Lebensdauer der noch im mütterlichen Netz verweilenden Kleinspinnen mit abnehmender Luftfeuchtigkeit merklich verkürzt, erweist sich die Widerstandsfähigkeit der halbwüchsigen Individuen, die überwintern, in allen Feuchtigkeitsbereichen als annähernd gleich hoch. Selbst in 75% relativer Luftfeuchtigkeit blieben adulte ♀♀ nur durchschnittlich 131 Std am Leben, bei 30% dagegen immerhin noch 40 Std. Jungspinnen hingegen halten in 30% relativer Luftfeuchtigkeit 2—3mal so lange aus.

Bei Stammbewohnern ließ sich eine *Bevorzugung der Ostseite* (nicht Osthälfte!) und noch deutlicher eine Meidung der West- und Nordwestseite der Stämme nachweisen, wodurch sie sich — ihrer Hemihygrophilie entsprechend — dem unmittelbaren Abfluß des Regenwassers von den Stämmen entziehen. Nächst der genauen Ostrichtung werden aber auch die Nord- und Südseiten der Stämme stark frequentiert, die Zwischenhimmelsrichtungen dagegen auffallend benachteiligt. Als Erklärung dafür wird angenommen, daß die Spinnen durch vermutliche polarisationsoptische Orientierung primär der Ostseite zustreben. Ist diese schon besetzt, rücken sie zur Wahrung eines angemessenen Sicherheitsabstandes vom Nachbarindividuum um rund 90° des Kreisbogens ab und treffen somit auf die Nord- oder Südseite. — Die *Überwinterung* der ♀♀ und halbwüchsigen Tiere erfolgt 10—15 cm von den Kiefernstämmen entfernt im Rohhumus und zwar nur etwa 5 cm unter der Bodenoberfläche. Dabei bevorzugen sie die Ostseite und relativ trockene Stellen. Seltener überwintern sie in ihren alten Wohnröhren, die sie dann oben verschließen.

Großräumig angelegte und voll ausgebaute *Netze*, wie sie in Käfigen, im Freiland jedoch nur unter Steinen oder in hohlen Baumstubben von ♂♂ und ♀♀ gleichermaßen gefertigt werden, bestehen aus einem deckenartigen Gespinstüberzug des Bodens (Bodentapetum), dem an einer Seite eine U-förmig gekrümmte, beiderseits offene Wohnröhre aufgesetzt ist. Beide Röhrenmündungen führen auf ein erhöhtes, parallel oder schräg zum Bodentapetum verlaufendes, großflächiges und engmaschiges Netztapetum, das den Fangbereich des Netzes bildet. Der Mittelteil der Wohnröhre ist zum Wohnraum erweitert, in dem die Beute abgelegt und ausgesogen wird und die Fütterung der Jungen stattfindet. Eine zweite Erweiterung der Wohnröhre oder eine Seitennische des Wohnraumes dient als Abfallraum für Beutereste. Grobmaschiges Füllgewebe um den Wohnraum, das nach der Eiablage meist noch übersponnen wird, bildet den Aufenthaltsraum der Jungen, die Kinderstube. An der Grenze zwischen Wohnraum und dem der Tapetummitte nächstgelegenen Röhrenschenkel beziehen die Spinnen — nach außen gewandt

— Lauerposten. Beim Netzbau, der nur nachts erfolgt und sich meist über mehrere Nächte hinzieht, zeigt *Coelotes* neben einer großen Anpassungsfähigkeit an die jeweiligen Raumverhältnisse ein erstaunliches Gestaltungsvermögen. Die gesamte Netzanlage wird großräumig projektiert und mit wenigen, dicken Fäden „skizziert“. Alle Öffnungen der Wohn- und Seitenröhren sind im Rohbau bereits eingeplant, also primären Ursprungs. Da die Einzelfäden nicht in gleichmäßiger Krümmung gezogen, sondern nur durch Zwischenanheftung abgewinkelt werden können, ist die Anlage einer Röhrenöffnung nicht rund, sondern unregelmäßig vieleckig gestaltet. Ihre Rundung entsteht in langer, sorgfältiger Kleinarbeit durch Überbrückung und „Ausbügelung“ der Ecken mit entsprechend kurzen Fäden. Bei Bedarf werden später außer den Primäröffnungen noch Sekundäröffnungen mit den Cheliceren in das fertige Gewebe gebissen und mit den Beinen auf „Spurweite“ vergrößert. Die grundverschiedene Entstehungsweise von Primär- und Sekundäröffnungen hat schon makroskopisch sichtbare Strukturunterschiede zur Folge. Überflüssig gewordene Sekundäröffnungen werden mit zartem Gewebe übersponnen und verschlossen. In Gefahrenmomenten können sie zu Fluchtöffnungen werden, indem ihr Verschlußgewebe mit einem Vorderbeinhieb weggerissen wird. Beim Bau der Wohnröhre spinnen die Tiere nicht kreisförmig an einer Stelle, sondern verteilen Fäden und Fadenbänder im unaufhörlichen Weiterschreiten durch ein charakteristisches Seitwärts- und Hochschwenken des Abdomens. Das Netztapetum wird von Zeit zu Zeit zur Erhöhung seiner Fang- und vor allem seiner Hemmungswirkung mit einem neuen, klebrigen Überzug aufgefrischt, der in geringem Abstand über der alten Gewebsschicht ausgebreitet wird und nach einiger Zeit auf diese herabsinkt. Der Trieb zur Netzausbesserung ist gering. Die Freilandnetze, die nach vorhergehender Grabtätigkeit in überwiegender Mehrzahl im Rohhumus angelegt werden, sind aus Rummangel stark reduziert. Das großflächige Netztapetum ist bis auf einen rundlichen Fangtrichter verkleinert, der über die Bodenoberfläche gebreitet oder schräg an Baumstämme gesponnen ist. Seine Öffnung führt in die am anderen Ende blind geschlossene, selten verzweigte Wohnröhre von 7—10 cm Länge. Am blinden Ende, zutiefst im Boden, liegt nicht der Abfallraum, sondern — aus ökologischen Gründen — der Wohnraum. Als Abfallraum dient eine konische Erweiterung zwischen Wohnraum und Röhrenmündung, an dessen Wand die Beutereste angesponnen werden. Im Moos angelegte Wohnröhren sind dagegen meist stark verzweigt.

Die *Hauptnahrung* bilden Käfer, die Lieblingsnahrung deren Larven. Von Individuen, die in unmittelbarer Nähe von Kiefernstämmen leben, werden vorwiegend Tenebrioniden (*Helops quisquilius*), von Moosbewohnern Carabiden erbeutet. Auch Coccinelliden, Staphyliniden und

Canthariden fallen *Coelotes* zum Opfer, seltener Curculioniden. Nach der Analyse der Beutereste in den Abfallräumen der Netze sowie nach Fütterungsversuchen dienen außerdem Dermapteren, Formicoideen, Lepidopteren, Dipteren, Apiden und Ichneumoniden als Nahrung. Auch Schmetterlingsspuppen und behaarte Raupen werden gefressen. Abgelehnt werden nur Diplopoden, Nacktschnecken (in der Regel) und auch kleine Wirbeltiere (*Triturus*). Beim Angriff auf hartgepanzerte Käfer wirft *Coelotes* seine Opfer auf den Rücken und bohrt seine Giftklauen in die Intersegmentalhäute ihrer Abdominalsternite. Tenebrioniden werden dabei um ihre Längsachse gedreht, Carabiden meist hintüber gekippt. Dieser Behandlungsunterschied ergibt sich aus der verschiedenen Beweglichkeit und Wendigkeit der Käfer. Mit zunehmender Lähmung öffnen die Käfer die Elytren. Dann hat die Spinne auch von der Dorsalseite her Zugang zu den Weichteilen. Oft werden am gelähmten Käfer durch kräftige Bisse Thorax und Abdomen getrennt, dann das Bruststück nach Hineinschieben einer Chelicere gesondert bearbeitet. Dem definitiven, langdauernden Lähmungsbiß in wurmartig sich krümmende Beutetiere gehen oft kurze *Orientierungsbisse* voraus. Nacktschnecken und einem Molch gegenüber wurden *Drohisse* beobachtet, bei denen die Spinnen unter federnden Bewegungen des aufgerichteten Vorderkörpers mit den Spitzen der ausgeschlagenen Chelicerenklauen stachen. Zur Reinigung der Cheliceren beißen sie in den Boden oder kauen ein Stück am Netz entlang. Die angreifenden Spinnen wählen immer den kürzesten Weg zur Beute und können Netzerschütterungen außerordentlich genau orten. Ihr *Trinkbedürfnis* ist sehr gering. Wasser kann auch aus gut durchfeuchtetem Rohhumus aufgenommen werden.

Aufs Netz geratene fremdartige Spinnen und Chilopoden (*Lithobius*) suchen durch spezifische Verhaltensweisen dem Angriff der Netzinsassin zu entgehen und erfahren, wenn sie trotzdem gestellt worden sind, eine „tolerante“ Sonderbehandlung. Unter Fremdspinnen ist ein sehr vorsichtiges Davonschleichen weit verbreitet, das *Clubiona reclusa* am ausgeprägtesten zeigt. Bei Netzberührung verlangsamen die Clubionen sofort ihre Bewegungen und streben mit tastend bewegten und behutsam aufgesetzten Beinen auf kürzestem Wege dem Netzrande zu. Experimentell ließ sich erweisen, daß dieses Schleichen nicht bei Betreten jedes andersartigen Substrates, auch nicht von netzähnlichem Gewebe (Perlon), sondern nur nach Netzberührung erfolgt und höchstwahrscheinlich von Tasteindrücken ausgelöst wird. Hindert man die Davonschleichenden an einem alsbaldigen Verlassen des Netzes oder lenkt sie röhrenwärts, dann reißt (= „ruckt“) *Coelotes* am Netz oder führt einen Scheinangriff. Beide Handlungen, die auf die Fremdspinne wie eine Verwarnung wirken, lassen sich im wesentlichen als Reaktionen auf unterschwellige Erschütterungsreize verstehen. Nicht selten gehen

aber *Coelotes*-♀♀ bei Wahrnehmung des Schleichens in ihren Wohnraum zurück, als wollten sie ihre Brut verteidigen. Es ist noch ungewiß, ob dieses Verhalten lediglich auf Ortungsschwierigkeiten zurückzuführen ist oder auf die Wahrnehmung bestimmter Erschütterungsqualitäten und somit ein spezifisches Feindverhalten darstellt. Der wirkliche Angriff auf Fremdspinnen läßt sich in der Regel nur durch experimentellen Eingriff auslösen, indem bei diesen „Angriffsabsichten“ vorgetäuscht werden. Dabei werden die Clubionen — im Gegensatz zu anderen Spinnenarten — nach blitzschneller Drehung ausnahmslos ins Sternum gebissen, als wären sie „Erbfeinde“ von *Coelotes*. Die Flucht anderer Spinnenarten (z. B. *Philodromus*, *Agroeca*, *Stemonyphantes*) beruht auf einem Überraschungseffekt. Auf das Netz geraten, bleiben sie minutenlang unbeweglich sitzen oder liegen, um dann, wenn sie keine Netzbewegung wahrnehmen, plötzlich aufzuspringen und davonzurennen. Werden Fremdspinnen gestellt, bleiben sie regungslos stehen. *Coelotes* läßt sie nach kurzer Betastung ungehindert ihres Weges gehen. Mit derselben Methode haben jedoch Käfer (z. B. Coccinelliden) kein Glück.

Bei der *Normalentwicklung* wird die Nympho-Imaginal-Periode bei Zimmertemperatur mit 8 (♂) bzw. 9 (♀) Häutungen in 9 Monaten durchlaufen. Auf die 5. (♂) bzw. 6. (♀) Häutung, mit der bereits 65% der endgültigen Körperlänge erreicht werden, folgt eine endogen gesteuerte Latenzzeit von rund 3 Monaten. Daneben kommt eine — als Atavismus einer ursprünglichen Periodizität gedeutete — Frühentwicklung einzelner Individuen vor, die aber nur bei ♂♂ bis zur Geschlechtsreife führt. Diese können bereits mit der 6. Häutung (außerhalb des Kokons) adult werden und dann noch ebensolange am Leben bleiben, wie sie vorher zu ihrem Wachstum gebraucht haben. Das Zahlenverhältnis zwischen aufgezogenen Individuen und frühentwickelten ♂♂ (50:2) deckt sich weitgehend mit dem der Fangziffern der in den Primär- und Sekundärperioden erbeuteten ♂♂ (20:1). Der Lebensablauf von *Coelotes* ließ sich folgendermaßen rekonstruieren: Die Jungen schlüpfen ab Mitte Juli, machen im gleichen Jahr noch 4—5 Häutungen durch und überwintern halbwüchsig. Ab Anfang April des folgenden Jahres setzen sie ihre Entwicklung fort und erreichen in der Regel bis zum August in beiden Geschlechtern die Reife. Die Paarung findet im August und September statt, die ♂♂ sterben im Laufe des Herbst. Die Ei-entwicklung sistiert bis zum Frühjahr, die begatteten ♀♀ überwintern, bauen im April wieder Netze, fertigen ab Mai ihre Eikokons, aus denen ab Mitte Juli Junge schlüpfen. Etwa 2 Monate später sterben die ♀♀.

Coelotes häutet sich in jedem Stadium und sogar in jeder Lage leicht. Die *Paarung* wird mit einem ausgedehnten und wechselvollen Vorspiel eingeleitet, bei dem beide Geschlechter sich einander wechselseitig nähern und das ♀ nicht passiv bleibt, sondern das ♂ offensichtlich

reizt. Die Begattungsstellung entspricht grundsätzlich dem *Agelena-Lycosa*-Typ; doch wechselt sekundär sowohl die Stellung des ♀ im Raum als auch die der Partner zueinander. Das ♂ gebraucht beide Palpen — mit dem rechten oder linken beginnend — nacheinander und inseriert jeden ununterbrochen über 1 Std lang, mit unregelmäßig wiederholter Schwellung der Tasterblase. Zwischen dem Palpenwechsel entsteht eine kurze oder lange Pause. Im letzteren Falle trennt sich das Paar und leitet die Insertion des anderen Palpus mit einem erneuten, ausgedehnten Vorspiel ein. Zwischen Paarung und 1. Eiablage vergehen durchschnittlich 57 Tage. 16 Tage später fertigen die ♀♀ einen 2. Kokon. Die *Eiablagen* erfolgen stets nachts. Erstgelege enthalten um 80 Eier. Die Kokons werden von Käfigtieren außerhalb der Wohnröhre, jedoch meist in unmittelbarer Umgebung des Wohnraumes deponiert und nicht besonders bewacht. Ihr reinweißes Gespinst wird mit herbeigeschafften Humuspartikeln unregelmäßig und oft lückenhaft getarnt. Beim *Schlüpfen* der Jungen aus dem Kokon, das im Zimmer durchschnittlich 24 Tage nach der Ablage erfolgt, leisten die ♀♀ keinerlei Hilfe.

Literatur

- ATTSERER, A.: Beobachtungen über Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung der Spinnen. Z. Ferdinand (Innsbruck), III. F., H. 13, 181—209 (1867).
 BECKER, L.: Les arachnides de Belgique. Ann. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, tome XII. Brüssel 1895.
 BERLAND, L.: Contributions à l'étude de la biologie des arachnides (1^{er} mémoire). Ann. Soc. ent. France **91**, 193—208 (1922).
 — Les arachnides. Encyclop. entomol., Sér. A, **16** (1932).
 BILSING, S.W.: Quantitative studies in the food of spiders. Ohio J. Sci. **20**, 215—260 (1920).
 BISHOP, S.C.: The life of a burrowing spider. Nat. Mag. (Wash.) **17**, 101—104, 128 (1931).
 BONNET, P.: Étude et considérations sur la fécondité chez les aranéides. Mém. Soc. Zool. France **28**, 1—47 (1927).
 BOYS, C.V.: Notes on the habits of some common English spiders. Nature (Lond.) **43**, 40—41 (1890).
 BRAUN, R.: Zur Biologie von *Teutana triangulosa* (WALCK.). (Araneae; Theridiidae, Asageneae). Z. wiss. Zool. **159**, 255—318 (1956).
 BRISTOWE, W.S.: Notes on the biology of spiders. I. The evolution of spiders' snares. Ann. Mag. Nat. Hist., X. s. **6**, 334—342 (1930).
 — The comity of spiders. Ray Soc. London. I. 1939; II. 1941.
 CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L.: The life-histories of the British cribellata spiders of the genus *Ciniflo* BL. (Dictynidae). Ann. Mag. Nat. Hist., XII. s. **8**, 787—794 (1955).
 COMSTOCK, J.H.: The spider book, rev. a edit. by W.J. GERTSCH. New York 1940.
 DAHL, M.: Agelenidae. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 23. Jena: Gustav Fischer 1931.
 DREES, O.: Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **9**, 169—207 (1952).
 DRENSKY, P.: Die Spinnenfauna Bulgariens. V. (Agelenidae.) Bull. Inst. roy. Hist. nat. Sophia **15**, 33—60 (1942).

- EMERTON, J.H.: Structure and habits of spiders. Salem 1878.
- GERHARDT, U.: Vergleichende Studien über die Morphologie des männlichen Tasters und die Biologie der Kopulation der Spinnen. Arch. Naturgesch., Abt. A 87, 78—247 (1921).
- Weitere sexualbiologische Untersuchung an Spinnen. Arch. Naturgesch., Abt. A, 89, 1—225 (1923).
- Weitere Studien über die Biologie der Spinnen. Arch. Naturgesch., Abt. A 90, 85—192 (1924).
- Weitere Untersuchungen zur Biologie der Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 6, 1—77 (1926).
- Neue biologische Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 8, 96—186 (1927).
- Biologische Studien an griechischen, corsischen und deutschen Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10, 576—675 (1928).
- GERHARDT, U., u. A. KAESTNER: Araneae. In KÜKENTHAL-KRUMBACHS Handbuch der Zoologie, Bd. 3, 11.—12. Liefg. 1938.
- GERING, R.L.: Structure and function of the genitalia in some American Agelenid spiders. Smithsonian Miscellan. Coll. 121 (4), 1—84 (1953).
- GERTSCH, W.J.: American spiders. A guide to the life and habits of the spider world. New York 1949.
- GÖRNER, P.: Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. 41, 111—153 (1958).
- HOBBS, B.M.: Spiders and their insect prey. Proc. Ent. Soc. London 5, 107—110 (1930).
- Spiders and their prey. Ent. Month. Mag. 76, 258—260 (1940).
- HOLM, Å.: Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. Zool. Bidrag Uppsala 19, 1—214 (1940).
- HOMANN, H.: Über das Wachstum und die mechanischen Vorgänge bei der Häutung von *Tegenaria agrestis* (Araneae). Z. vergl. Physiol. 31, 413—440 (1949).
- JONES, S.E.: Influence of temperature and humidity on the life history of the spider *Agelena naevia* Walckenaer. Ann. Ent. Soc. Amer. 34, 557—571 (1941).
- KAESTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Teil I: Wirbellose (Arachnida, S. 525—652). Jena 1956.
- KOCH, L.: Die Arachnidengattungen *Amaurobius*, *Caelotes* und *Cybaeus*. Abh. naturhist. Ges. Nürnberg 4, 1—52 (1868).
- Verzeichnis der bei Nürnberg bis jetzt beobachteten Arachniden. Abh. naturhist. Ges. Nürnberg 6, 113—198 (1877).
- KURATA, T.B.: Observations on the burrowing wolf spider *Lycosa missouriensis* Bks. Canadian Field-Natur. 53, 84—85 (1939).
- LOCKET, G.H., and A.F. MILLIDGE: British spiders. Ray Soc. London. I. 1951; II. 1953.
- MONTGOMERY, TH.H.: Studies on the habits of spiders, particularly those of the mating period. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 55, 59—149 (1903).
- Further studies on the activities of araneids. II. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 61, 548—569 (1909).
- NIELSEN, E.: The biology of spiders with especial reference to the Danish fauna, vol. I and II. Copenhagen 1932.
- NØRGAARD, E.: On the biology of *Eresus niger* Pet. (Aran.) Ent. Medd. (Kbh.) 22, 150—179 (1941).
- Investigations on the feeding habits of *Linyphia* (Aran.) Ent. Medd. (Kbh.) 23, 82—100 (1943).
- Environment and behaviour of *Theridion saxatile*. Oikos 7 (2), 159—192 (1956).
- PARRY, D.A.: On the drinking of soil capillary water by spiders. J. exp. Biol. 31, 219—227 (1954).

- PETERS, H.: Die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata* L.). Experimentelle Analysen des Verhaltens. Z. vergl. Physiol. **15**, 693—748 (1931).
- Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. im Netz. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **51**, 239—288 (1932).
- Weitere Untersuchungen über die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata* Cl.). Z. vergl. Physiol. **19**, 47—67 (1933).
- Grundfragen der Tierpsychologie. Ordnungs- und Gestaltprobleme. Stuttgart 1948.
- PICKFORD, G.E.: Studies on the digestive enzymes of spiders. Trans. Connect. Acad. Arts and Sci. **35**, 35—72 (1942).
- PORTER, J. P.: The habits, instincts and mental powers of spiders, genera *Argiopo* and *Epeira*. Amer. J. Psychol. **17**, 306—357 (1906).
- PRECHT, H.: Über das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **9**, 207—230 (1952).
- REIMOSER, E.: Gnaphosidae-Anypphaenidae-Clubionidae. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 33. Jena: Gustav Fischer 1938.
- REMANE, A.: Arthropoda—Gliedertiere. In Handbuch der Biologie. Hrsg. L. v. BERTALANFFY, Bd. VI, H. 10, Lfg 77. 1957.
- ROEWER, C.F.R.: Katalog der Araneae von 1758 bis 1940, bzw. 1954, Bd. 2, Abt. a u. b. Brüssel 1954.
- SARGENT, A.B.: Preliminary notes on the rate of growth and on the development of insects and spiders. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **1900**, 395—411.
- SAVORY, TH.H.: British spiders, their haunts and habits. Oxford 1926.
- The biology of spiders. London 1928.
- The Arachnida. London 1935.
- SCHAEFFER, T.H.: The cocooning habits of spiders. Kansas Univ. sci. Bull. **3**, 85—120 (1905).
- SCHLOTT, M.: Biologische Studien an *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24**, 1—77 (1931).
- THORELL, T.: On European spiders. Nov. Acta uppsalensia, Ser. III **7**, 1—242 (1869).
- TRETZEL, E.: Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). Autökologie der Arten im Raum von Erlangen. S.-B. physik.-med. Soz. Erlangen **75**, 36—131 (1952).
- Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **44**, 43—162 (1955).
- Haltung, Zucht und Entwicklung von *Phoneutria fera* (Perty) und anderen Spinnen. Zool. Garten, N.F. **23**, 74—110 (1957).
- Zum Begegnungsverhalten von Spinnen. Zool. Anz. **163**, 194—205 (1959).
- VACHON, M.: Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des araignées. 1^e note: Généralités et nomenclature des stades. Bull. Soc. zool. France **82**, 337—354 (1957).
- WAGNER, W.: L'industrie des araignées. Mém. Acad. Sci. St. Petersburg, VII. s. **42** (1894).
- WARBURTON, C.: Arachnida embolobranchiata. In Cambridge Natural History, vol. IV. London 1909.
- WIEHLE, H.: Neue Beiträge zur Kenntnis des Fanggewebes der Spinnen aus den Familien Argiopidae, Uloboridae und Theridiidae. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **22**, 349—400 (1931).
- Pholcidae — Zodariidae — Oxyopidae — Mimetiidae — Nesticidae. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 42. Jena: Gustav Fischer 1953.
- Linyphiidae — Baldachinspinnen. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 44. Jena: Gustav Fischer 1956.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

BIOLOGIE, ÖKOLOGIE UND BRUTPFLEGE VON *COELOTES TERRESTRIS* (WIDER) (ARANEAE, AGELENIDAE)*

TEIL II: BRUTPFLEGE

Von

ERWIN TRETZEL

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. April 1961)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	375
B. Überblick über die Nahrungsfürsorge bei Spinnen	376
C. Das Erkennen der Jungen und der damit zusammenhängende Fragenkomplex	380
I. Fragestellung und allgemeine Untersuchungen	380
II. Kontrolle und Ausweis der Jungen	388
III. Reproduktion von Netzerschütterungen auf elektroakustischem Wege	398
IV. Angeborene und erfahrungsbedingte Anteile bei der Reaktion auf Erschütterungsreize	407
V. Analyse der Erschütterungsunterschiede	411
VI. Frequenzdressur	423
VII. Das Problem der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung	425
VIII. Gewöhnung an Erschütterungsreize	437
IX. Die Reaktionsschwelle gegenüber Erschütterungsreizen	440
D. Das eigentliche Brutpflegeverhalten	449
I. Betteln und Fütterung der Jungen	450
II. Disposition der ♀♀	481
III. Lock- und Warnsignale	486
IV. Auslöser im Sozialverhalten anderer brutpflegender Spinnenarten	508
V. Verhalten der Jungen zueinander	511
VI. Austausch von Jungen und Muttertieren	521
VII. Vorstellungen von der Phylogenie dieser Brutpflege	524
Zusammenfassung	531
Literatur	537

A. Einleitung

Bei der Haltung von *Coelotes terrestris*, die im 1. Teil dieser Arbeit (TRETZEL 1961) beschrieben ist, stellte ich alsbald Brutpflege im Sinne einer Nahrungsfürsorge fest. Eine solche ist bisher nur bei ganz wenigen Spinnenarten beobachtet und in keinem Falle eingehender untersucht worden. Auch bei *Coelotes* hielt ich sie lange für unbekannt, und sie

* Zweiter Teil der Habilitationsschrift.

war es wohl auch den meisten; denn weder in biologischen Notizen über diese Art noch in zusammenfassenden Darstellungen über die Brutpflege bei Spinnen oder Tieren ganz allgemein ist davon die Rede. Erst bei eingehenden Literaturstudien stieß ich endlich bei BRISTOWE (1939, S. 182) in dem Kapitel „Verbreitung (der Spinnen) durch die Luft“, also an einer Stelle, wo man dies gewiß nicht vermutet, auf eine kurze Erwähnung (vgl. Zitat S. 125). Über Nahrungsfürsorge bei Spinnen sind bisher nur folgende Original-Abbildungen veröffentlicht: eine gute photographische Aufnahme von LOCK (1939, S. 85, Abb. 125), einem Laien, die das ♀ von *Theridion pictum* mit seinen Jungen im Netz zeigt, und zwei leider recht unscharfe Aufnahmen der Jungen von *Theridion saxatile* von NØRGAARD (1956, Abb. 6B); ferner eine anschauliche zeichnerische Darstellung der Fütterung von *Theridion-notatum*-Jungen aus dem Mund ihrer Mutter von BRISTOWE (1949)¹ sowie die Zeichnung eines Netzausschnittes mit Jungen von *Theridion sisypium*, die an einer Ameise fressen, von BECKER (1895, Tafel XXII, Fig. 1h). Diesem Mangel an Anschauungsmaterial ist bei der Auswahl und Zahl der beigegebenen Abbildungen Rechnung getragen.

Ich wiederhole hier den schon im I. Teil dieser Arbeit ausgesprochenen Dank an Herrn Prof. Dr. H. J. STAMMER für großzügige Gewährung von Mitteln sowie für wertvolle Beratung und an Frau HELGRID KRAUS für die Ausführung der Zeichnungen. Außerdem danke ich Herrn Prof. Dr. W. NEUHAUS, der insbesondere die Versuche der Aufnahme und Wiedergabe von Netzerschütterungen mit großem Interesse verfolgt hat und mir dabei durch umfangreiche apparative Unterstützung und wichtige technische sowie wissenschaftliche Ratschläge zur Seite gestanden ist. Dem Vorstand der Univ.-Nervenklinik, Herrn Prof. Dr. F. FLÜGEL, und seinen Herren Assistenten verdanke ich die Frequenzschreibung zahlreicher Tonbandaufnahmen mit dem EEG-Gerät. Das Laboratorium Wennebostel (Dr.-Ing. SENNHEISER) überließ mir ohne Berechnung das verwendete hochwertige Tauchspulsystem, und die BASF Ludwigshafen a. Rh. führte als Tonbandherstellerfirma in äußerst entgegenkommender und sorgfältiger Weise unentgeltlich die S. 412 besprochene Frequenzanalyse von Tonbandaufnahmen durch. Allen Genannten danke ich herzlichst.

B. Überblick über die Nahrungsfürsorge bei Spinnen

Ein Literaturüberblick über die Brutpflege bei Spinnen ist schnell gegeben, wenn man all die mannigfachen, in zusammenfassenden Darstellungen ohnedies schon hinreichend gewürdigten Instinkthandlungen der *Brutfürsorge*, wie Herstellung, Tarnung und Unterbringung der Eikons, sowie niedere Entwicklungsstufen einer *Brutpflege* — beide Begriffe im Sinne von LENGERKEN (1939) gebraucht — wie Kokonbewachung, Schlüpfhilfe, Fertigung einer „Kinderstube“, Transport der Jungen usw. außer Betracht läßt und nur die *Nahrungsfürsorge*,

¹ Mr. BRISTOWE danke ich herzlich für das liebenswürdige Geschenk seines in Deutschland nicht erhältlichen Buches.

d. h. die Versorgung der geschlüpften und im Netz der Mutter bleibenden Jungen mit Nahrung durch aktive Fütterung oder passive Überlassung von Beute, ins Auge faßt, jene weit höher entwickelte Leistung des Fürsorgeinstinktes, die bei *Coelotes* vorkommt und in den folgenden Abschnitten beschrieben ist. Von den rund 20000 Spinnenarten der Erde, die nach KAESTNER (1956) beschrieben sind, ist eine Nahrungsfürsorge nach meiner Zählung bisher nur bei zehn Arten (soziale Spinnen nicht eingerechnet) festgestellt worden. Bei einzelnen weiteren mag ich die Mitteilung derartiger Beobachtungen bei der Fülle der Spinnenliteratur übersehen haben. Sicher wird sie noch bei einer Reihe weiterer Arten, insbesondere aus außereuropäischen Faunengebieten, aber auch bei einheimischen Theridiiden, zu entdecken sein; doch ist mir unklar, auf welche Beobachtungen MILLOT (1949, S. 709) seine Behauptung, daß bei den (!) bodenbewohnenden Arten die Jungen mehrere Monate (!) im Schlupfwinkel der Mutter bleiben und die Beute mit ihr teilen, stützt.

Die *Erstentdeckung einer Nahrungsfürsorge bei Spinnen* verdanken wir MENGE (1843) an *Theridion sisyprium*: „... Im August findet man die kleine Wohnung ganz mit jungen Spinnen angefüllt, welche dicht gedrängt um die Mutter herumsitzen. Die Mutter fängt die im Netz verstrickten Insecten und trägt sie zur Wohnung, wo sie dann von den Jungen ausgesogen werden... Mutter und Junge bleiben lange in dem Neste vereinigt...“ (S. 47/48). Diese interessante Mitteilung hatte aber lange Zeit keinen Spinnenforscher zu eingehenderen Untersuchungen angeregt. Erst LOCKET (1926, S. 1128) teilte darüber weitere Einzelheiten mit und stellte an derselben Art eine *Fütterung verflüssigter Nahrung aus dem Mund* fest. Und NØRGAARD (1956) beschrieb als erster *Auslöser im Sozialverhalten* des Brutpflegenden *Theridion saxatile*. Auf Einzelheiten dieser Beobachtungen werde ich vergleichend an entsprechender Stelle eingehen (S. 508). Nahrungsfürsorge ist in erster Linie unter *Theridion*-Arten (*Theridiiden*) verbreitet. Nach WIEHLE (1937), LOCKET-MILLIDGE (1953) und anderen Autoren ist sie bisher bei folgenden Arten dieser Gattung festgestellt worden (Gruppeneinteilung nach LOCKET-MILLIDGE 1953):

Gruppe II: *Theridion lunatum* (CL.), *Th. saxatile* C. L. KOCH;

Gruppe III: *Th. sisyprium* (CL.) = *notatum* (L.), *Th. impressum* L. KOCH;

Gruppe IV: *Th. pictum* (WALCK);

Gruppe VII: *Th. ovatum* (CL.) = *redimitum* (L.).

Sie fehlt aber bei *Theridion pallens* und *Theridion varians*, wie LOCKET (1927, S. 96) ausdrücklich bemerkt, ferner bei *Theridion tepidariorum* (BONNET 1935) und *Theridion simile*. Das ist bei dieser „biologisch so heterogenen Gattung“ (GERHADT 1927, S. 114) nicht verwunderlich. Aber auch bei anderen Gattungen dieser Familie scheint sie zu fehlen.

Sie kommt jedenfalls nicht vor bei *Latrodectus mactans* (THORP u. WOODSON 1945), *Teutana triangulosa* (BRAUN 1956), *Episinus angulatus* (HOLM 1939). Unter den *Ageleniden* scheint sie auf die Gattungen *Coelotes* und *Cicurina* beschränkt zu sein. Schon SIMON (1864, S. 142) sah das ♀ von *Coelotes atropos* „avec sa jeune famille“, und nach L. KOCH (1868, S. 46) stirbt das ♀ von *Coelotes terrestris* „erst, wenn die Brut, welche sie hütet, schon ziemlich entwickelt ist“. Auch NIELSEN (1932 I, S. 118) und BAUM (1934, S. 192) erwähnten, daß sie *Coelotes*-♀♀ zusammen mit ihren Jungen gefunden hatten, aber keiner dieser Autoren dachte anscheinend an die Möglichkeit einer Nahrungsfürsorge. BAUM äußerte dazu an anderer Stelle (1938, S. 95) die Ansicht, daß die *Coelotes*-Mutter ihre Jungen lediglich beschütze. Nur bei BRISTOWE (1939, S. 182) fand ich diesbezüglich, wie in der Einleitung schon erwähnt, den einzigen Satz: „In another case (*Amaurobius atropos*) the mother died after guarding and feeding them with insects for a few weeks and was promptly devoured.“ Dieselbe Nahrungsfürsorge habe ich selbst auch bei *Coelotes inermis* festgestellt, jedoch noch nicht näher untersucht. Sie scheint dagegen bei den nordamerikanischen Vikarianten von *Coelotes*, den Angehörigen der Gattungen *Wadotes* (früher *Coelotes*) und *Coras*, zu fehlen (COMSTOCK 1940, KASTON 1948). Da ich schon wiederholt Junge von *Cicurina cicur* in den Wohnröhren ihrer Mütter gefunden hatte, glaubte ich, auch bei dieser Agelenide eine Nahrungsfürsorge annehmen zu dürfen. Durch Beobachtung einer Reihe von Bruten im Laboratorium aber ließ sich das nicht bestätigen. Bei *Tegenarien* ist darüber nichts bekannt, und auch bei *Agelena labyrinthica* werden die Jungen nicht gefüttert (LÉCAILLON 1905, SCHLOTT 1931, NIELSEN 1932). Bei den verwandten *Hahniden* ist Brutfürsorge nur in Form einer besonders hübschen und sorgfältigen Tarnung der Eikokons mit einem lückenlosen Überzug von Erdbartikeln festgestellt. Den Kokon von *Hahnia nava* (BLW.) beschrieb und illustrierte HOLM (1940, S. 82). Über meine eigenen Untersuchungen an *Hahnia helveola* (SIM.) werde ich an anderer Stelle berichten. Trotz der ziemlich hoch entwickelten Brutpflege der Wasser Spinne *Argyroneta* (*Argyronetidae*) und des längeren Aufenthaltes der Jungen in der Eiglocke werden die Jungen nicht mit Nahrung versorgt (CROME 1951, SCHMIDT 1959). Die Mutter fängt überhaupt keine Nahrung, sondern bewacht nur die Glocke und paart sich während dieser Brutpflegeperiode sogar. Ob Nahrungsfürsorge bei *Dictyniden* vorkommt, ist noch fraglich. WIEHLE (1953) hat sie bei einheimischen Arten nicht beobachtet. MCCOOK (1890, S. 197) schrieb, daß sich die Jungen der nordamerikanischen *Dictyna philoteichus* von Teilen einer toten Fliege genährt hätten, die ihre Mutter fraß, war sich aber anscheinend selbst nicht sicher, ob sie wirklich fraßen. Und COMSTOCK (1940, S. 285) bemerkte zu der ebenfalls nordamerikanischen *Dictyna*

volucripes „... in the autumn the old female and the young brood live together in the old web“. Eine Sonderstellung nehmen die *Lycosiden* ein, die nicht nur ihren Kokon angeheftet mit sich führen und in die jeweils günstigste mikroklimatische Zone bringen, sondern auch ihre frischgeschlüpften Jungen einige Tage auf ihrem Rücken herumtragen. Obwohl dieses Verhalten längst bekannt und für jeden Naturbeobachter zu gegebener Zeit eine fast alltägliche Erscheinung ist, ist es selbst in manchen grundsätzlichen Fragen noch nicht restlos geklärt. Insbesondere bedarf es einer nochmaligen gründlichen Untersuchung, ob die von der Mutter transportierten Jungen Nahrung oder Wasser zu sich nehmen. MENGE (1843, S. 47) schrieb dazu: „... Wenn die Mutter irgend ein Insekt fängt, so steigen sie (die Jungen) zum Theil über den Rücken derselben und nehmen an der Beute Theil. Auch steigen sie hinab, um sich ihres Koths zu entledigen. Sie häuten sich hier und bleiben so lange, bis sie sich selbst Nahrung suchen können.“ Es ist nicht anzunehmen, daß MENGE diese Beobachtungen aus der Luft gegriffen hat, doch wurden sie von anderen Forschern bis jetzt nicht bestätigt. DAHL (1908) erwähnte davon nichts, und NIELSEN (1932 I, S. 123) bemerkte in seiner schönen Schilderung ausdrücklich: „... they never take part in the meals of the female, having still a supply of nourishment on hand from the egg.“ Ich selbst habe zwei kokontragende ♀♀ von *Trochosa terricola* gefangen, bis zur Zerstreuung ihrer Jungen beobachtet und photographiert, aber auch dann keine Nahrungsaufnahme der Jungen beobachtet, wenn ihre Mutter fraß. Bezüglich unserer beiden *Pisauriden*, *Pisaura mirabilis* und *Dolomedes fimbriatus*, sind sich alle Autoren darin einig, daß die Jungen nicht mit Nahrung versorgt werden (NIELSEN 1932, SCHMIDT 1956 u. a.). Die ♀♀ stellen lediglich die über Gebühr gerühmte „Kinderstube“ her, die BERLAND (1927, S. 22) sogar „un des plus beaux exemples qu'on connait, chez les Araignées, de sollicitude maternelle“ genannt hat. Auch bei den verwandten südamerikanischen *Oteniden* *Phoneutria fera* und *Cupiennius sallei* sind die Jungen nach eigenen Beobachtungen vom ersten Lebenstage an selbständig. Dagegen berichtete SCHMIDT (1955) über eine Nahrungsfürsorge bei einem ♀ von *Olios argelasius* WALCK., einer *Sparasside* aus dem Mittelmeergebiet, die an der Öffnung des Wohnsackes vorbeigelaufene oder in diesen hineingeratene Insekten zerstückelte und große Teile davon ihren Jungen überließ. Eine Nahrungsfürsorge vermute ich ferner bei *Atypiden*; denn nach BERLAND (1925, S. 164) leben die ♀♀ von *Atypus piceus* in ihren Wohnröhren mehrere Monate (!) lang mit ihren Jungen zusammen. MEYER (1928, S. 41) fand die Jungen dieser Art auf dem Rücken ihrer Mutter. BRISTOWE (1933, S. 302) sprach von „their mother's care“, ohne sich weiter darüber zu äußern. Bei den großen südamerikanischen *Aviculariiden* der Gattung *Grammostola* werden die Jungen nach

BÜCHERL (1951, 1952) nicht mit Futter versorgt. Auch bei den solitären Vertretern aller übrigen Spinnenfamilien konnte ich keine zuverlässigen Angaben über Nahrungsfürsorge finden. Diese scheint bei *Araneiden*, *Linyphiiden*, *Erigoniden*, *Tetragnathiden*, *Mimetiden*, *Pholciden*, *Clubioniden*, *Thomisiden* s. lat., *Oxyopiden*, *Salticiden*, *Gnaphosiden* u. a. nicht entwickelt zu sein. Bei *Eresus niger* (*Eresidae*) überlebt die Mutter das Schlüpfen ihrer Jungen nur um wenige Tage (NØRGAARD 1941, S. 177). *Oxyopes heterophthalmus* LATR. (*Oxyopidae*) „ne s'occupe nullement de ses petits“ (BERLAND 1927, S. 21). Und *Filistata insidiatrix* (*Filistatidae*) nannte derselbe Autor (1922, S. 201) eine an ihrer Nachkommenschaft völlig uninteressierte Mutter. Statt die Jungen zu füttern häutet sie sich. Bei allen *sozialen Spinnen* hingegen, die sich in verschiedenen Familien finden, darf eine Versorgung der Jungen angenommen werden, wenngleich die bisherigen Beobachtungen nur bei wenigen Arten darauf hindeuten (vgl. S. 529). Von diesen abgesehen, kennen wir Nahrungsfürsorge demnach bisher nur aus zwei Familien von Netzspinnen (*Theridiidae* und *Agelenidae*) und von diesen bei zwei Gattungen (*Theridion*, *Coelotes*). Vielleicht kommt sie auch bei ausländischen Dictyniden vor. Der Sparasside *Olios* ist der einzige Fall bei vaganten Arten. Diese Übersicht möge zu weiterer Beobachtung anregen und sich bald als lückenhaft erweisen!

C. Das Erkennen der Jungen und der damit zusammenhängende Fragenkomplex

I. Fragestellung und allgemeine Untersuchungen

Die Grundfrage, die sich angesichts einer derartigen Brutpflege sofort aufdrängt, lautet: Woran kann die Spinnenmutter ihre Jungen von Beutetieren unterscheiden, oder ethologisch präziser formuliert: warum lösen die Bewegungen der Jungen auf dem Netz bei der Mutter die Fanghandlung nicht aus? Ein solches Unterscheidungsvermögen bzw. ein solcher Behandlungsunterschied ist ja überhaupt die Voraussetzung für ein Zusammenleben im Netz und deshalb nicht nur für das jeweilige Bestehen, sondern auch — phylogenetisch gesehen — für das Zustandekommen dieser Brutpflege von entscheidender Bedeutung. Es ist doch recht erstaunlich, daß eine Spinne, bei der Netzerschütterungen gewöhnlich die Fanghandlung auslösen und die diesen Reizen gegenüber noch dazu eine außerordentlich niedrige Reaktionsschwelle feststellen läßt (vgl. S. 448), ihre im Netz befindlichen Jungen nicht alsbald getötet hat oder, falls sie ihrer nicht habhaft werden könnte, sich mit deren Verfolgung in einem fortgesetzten, biologisch höchst sinnwidrigen Leerlauf befindet. Seltsamerweise hat noch kein Autor, der sich mit der Nahrungsfürsorge bei Spinnen beschäftigt hat, diese Frage aufgeworfen. Die Duldung der Jungen braucht seitens der Mutter keines-

wegs auf einem Erkennen und einem Unterscheidungsvermögen zu beruhen. Die Jungen könnten sich vielmehr von vorneherein außerhalb einer Gefahr, die ihnen von seiten ihrer Mutter droht, befinden. Sie könnten einfach wegen ihrer Kleinheit beim Lauf nicht die zur Auslösung der Fanghandlung erforderliche Intensität der Netzerschütterungen erzeugen oder aus fangtechnischen Gründen schwer greifbar sein und deshalb ganz allgemein nicht in das „Beuteschema“ passen. Sie könnten sich auch, rein örtlich gesehen, außerhalb des Fangbereiches ihrer Mutter aufhalten; aber schon die Feststellung, daß sie sich von selbst und gefahrlos in unmittelbare Nähe der Mutter begeben, genügt, um diesen Punkt auszuschließen. Auch die weitere Möglichkeit, daß sie ihr nur dann nahekomen, wenn sie in einer möglichen Hemmungsphase der Fanghandlung (z. B. während der Nahrungsaufnahme) sich befindet, brauchte nicht weiter in Rechnung gestellt zu werden, nachdem Versuche, auf die ich noch zurückkommen werde, gezeigt hatten, daß eine Spinnenmutter sogar während der Behandlung frisch gefangener Beute auf sie zukommende artfremde Tiere von Jungengröße tötet; außerdem laufen die Jungen gerade in Hungerperioden öfters zu ihr hin und betteln sie an. Zur Beurteilung der erstgenannten Möglichkeiten war nun zu prüfen, ob die ♀♀ auch Spinnen anderer Arten, die ebenso groß oder sogar noch kleiner oder schlanker und auch ähnlich gefärbt sind wie ihre Jungen, unbeachtet lassen. Die Frage war mit einfachen biologischen Versuchen zu beantworten.

Als wichtigstes Vergleichsobjekt diente die kleine Linyphiide *Macrargus rufus* (WIDER) (meist ♀♀), die 3,5—4,5 mm lang, in Färbung und Körperproportionen den *Coelotes*-Jungen ähnlich ist und die unschwer in größerer Anzahl zu beschaffen war. Auch die kleinere Subspecies *Macrargus rufus carpenteri* (CAMBRIDGE), deren ♀♀ nach WIEHLE (1956) 2,5—2,6 mm messen, habe ich zwischendurch herangezogen. In nicht minder großer Anzahl verwendete ich *Bolyphantes crucifer* (♀ 2,4 bis 2,7 mm), sodann in recht verschiedener Quantität *Erigone*-Arten, ♀♀ von *Wideria cucullata*, *Micrargus herbigradus*, *Hahnia helveola* und *pusilla*, *Neon reticulatus*, *Euophrys frontalis*, entsprechend kleine Jungtiere von Lycosiden, *Tegenaria*-Arten, von *Cicurina cicur* und *Agelena labyrinthica*. Von den Schwierigkeiten, diese Spinnen in die Wohnröhre zu lenken oder sie auch nur über eine Strecke von mehreren Zentimetern dorthin zu treiben, habe ich bereits 1959 berichtet. Sie mußten deshalb in der Regel schon recht nahe (2—3 cm) vor ein lauerndes *Coelotes*-♀ gesetzt werden und dann, wenn sie nicht von selbst weiterliefen, durch geschickte Manipulationen unter Vermeidung zusätzlicher Netzerschütterung und Netzbelastung auf dieses zugetrieben werden. Das gelang dadurch, daß ich mit der Spitze einer sehr dünnen, langen Nadel ihr Hinterleibsende leicht berührte oder die in scharf riechende Chemikalien

(z. B. Azeton) eingetauchte Nadel ihrem Abdomen von hinten und oben näherte. Außerdem habe ich viele Spinnen — was besonders bei *Macrargus* gut gelingt — an ihrem Sicherungsfaden, an dem sie sich vom hochgehobenen Fangglas abseilten, vorsichtig aufs Netz gelassen, wo sie sich dann oft wunschgemäß mit einigen Schritten vorwärtsbewegten. Normalerweise würden sie dabei durch laufende Verlängerung dieses Fadens zu schnell niedergehen und zu hart auf dem Netz aufsetzen. Zieht man aber den Faden während des Abseilens ruckweise ein Stück hoch, dann stellen sie seine Verlängerung vorübergehend ein, bleiben mit vorwärts gestreckten Beinen steif daran hängen und lassen sich weich auf dem Netz aufsetzen. Um die Fremdspinnen nahe vor die *Coelotes*-♀♀ setzen zu können und damit die Wahrscheinlichkeit einer Annäherung an diese zu erhöhen, habe ich entweder die *Coelotes*-♀♀ schon einige Zeit vorher an den Röhreneingang gelockt oder von oben her eine Öffnung in die Wohnröhre gebrannt, durch welche ich die Testobjekte einließ. Die Versuche habe ich in der Weise durchgeführt, daß ich in unregelmäßigem Wechsel vorher dem Netz entnommene Junge und netzfremde Individuen obengenannter Arten vor verschiedene *Coelotes*-Mütter setzte. Die Versuche waren äußerst zeitraubend und erstreckten sich über mehrere Wochen. Hier kann nur summarisch darauf eingegangen werden. Ungezählte Einzeltests konnten nicht gewertet werden, weil infolge einer Schreckreaktion der Versuchstiere beim Antreiben oder versehentlicher Netzberührung mit der Nadel ungewiß war, worauf sich die Reaktion von *Coelotes* bezogen hatte. In über 200 Fällen zeigte sich jedoch ganz eindeutig, daß die Spinnenmütter fremdartige Spinnen zuverlässig von den kurz vorher oder nachher vorgeführten Jungen unterscheiden können. Diese blieben verschont, meist unbeachtet, jene wurden sofort und blitzschnell angesprungen und getötet. Der Reaktionsunterschied konnte noch dadurch verdeutlicht werden, daß ich die *Coelotes*-♀♀ vorher durch Nadelzupfen zur Umkehr veranlaßte und dann die Testobjekte von hinten auf sie zulaufen ließ. Bei Annäherung ihrer Jungen drehten sie sich meist gar nicht um oder taten dies recht gemächlich; bei fremden Spinnen dagegen riß es sie förmlich herum, und der Umkehr folgte unmittelbar der Angriff, der schon an seiner Schnelligkeit und Entschlossenheit erkennen ließ, daß sie über die Artzugehörigkeit dieser Besucher keinen Augenblick im Zweifel waren. Ferner konnte wiederholt abgewartet werden, bis ein Junges aus der Kinderstube von selbst in die Wohnröhre kam, sich in der Nähe der Mutter herumtrieb, manchmal auch dem Röhrenaussgang zustrebte und dann wieder umkehrte und zur Mutter zurücklief. Dann rührte sich diese nicht. Sie griff aber augenblicklich zu, wenn ein Fremdling nachgeschickt wurde. Der Angriff erfolgte auch auf kürzeste Entfernung so schnell und sicher, dazu oft

schon nach so wenigen Schritten der Fremdspinne, daß zunächst optische Eindrücke als maßgebende Unterscheidungsmerkmale anzunehmen waren, obwohl bekannt ist, daß der Gesichtssinn bei Netzspinnen allgemein sehr mangelhaft entwickelt ist und für die Beutewahrnehmung eine untergeordnete Rolle spielt (vgl. HOMANN 1947, S. 260). Leider ist mir eine Blendung von *Coelotes*-♂ ohne gleichzeitige Herbeiführung einer fast völligen Reaktionslosigkeit nur bei einem gelungen. Dieses aber ließ eine uneingeschränkte Unterscheidungsfähigkeit auch nach völliger Ausschaltung des Gesichtssinnes in einer Reihe von Fällen feststellen.

Zur Ausschaltung des Gesichtssinnes hielt ich die Herstellung einer über das gesamte Augenfeld reichenden, lichtdichten und lückenlosen Maske für das zweckmäßigste, weil diese Art von Blendung zu Kontrollzwecken jederzeit wieder rückgängig gemacht werden konnte. Bei Zerstörung der Augenlinsen bestand von vorneherein die Gefahr einer nervösen Schädigung, zumal der Eingriff so gründlich erfolgen mußte, daß später keine Zweifel an der völligen Ausschaltung des Gesichtssinnes aufkommen konnten. Diesen Eingriff habe ich nur an zwei Versuchstieren vorgenommen, denen ich alle Augenlinsen im Hitzestupor mit einer möglichst punktförmigen und auf konstanter Temperatur haltbaren Wärmequelle — einem spitzwinkelig umgebogenen, durch einen Regeltrafo erhitzten (nicht glühenden!) Konstantandraht — zerstörte. Damit berührte ich die Linsen nur so lange, bis sie sich trübten und etwas abhoben. Zur Abschirmung einer schädlichen Wärmestrahlung war der Vorderkörper der Versuchstiere vorher noch ausgiebig mit Brandsalbe bestrichen worden. Trotz aller Vorsicht aber blieb das eine ♂ unter krampfartigen Zuckungen auf der Stelle liegen und wurde sofort getötet, das andere, das zunächst den Eingriff gut überstanden zu haben schien, lag anderntags tot und verkrampft im Käfig.

Zur Herstellung der Augenmasken verwendete ich anfangs teils Schellack, der in Alkohol oder Chloroform gelöst und mit Ruß oder alkohollöslicher schwarzer Farbe versetzt war, teils Spirituslack oder die von HOMANN (1928) beschriebene Mischung, später einfach handelsüblichen Nagellack von dunkelroter Farbe, der sehr gut haften bleibt, schnell trocknet und bei entsprechender Schichtdicke so wenig lichtdurchlässig ist, daß sich der Zusatz von schwarzer Farbe erübrigt. Zuerst nahm ich die Lackierung der Versuchstiere beim Biß in Mehlwürmer vor. Durch Ziehen an der Beute konnten die Spinnen, die diese nicht losließen, in eine hierfür günstige Stellung gebracht und in dieser so lange gehalten werden, bis der Lack in mehreren Schichten aufgetragen war. Hatte ein Versuchstier einem zu kräftigen Zuge doch nachgegeben, griff es, schon geblendet, wieder an und zeigte dabei eine unverminderte Orientierungsfähigkeit und Reaktionsbereitschaft. Sobald aber die Phase des langen Bisses vorüber war, wurde es sich des veränderten Zustandes gleichsam „bewußt“, ließ von der Beute ab statt sie einzuspeicheln und suchte tastend und torkelnd die Wohnröhre, als sei ihm das eigene Netz völlig neu. Jedes helladaptierte *Coelotes*-♀ bewegte sich wenigstens in der ersten Zeit nach der Blendung so tastend und unsicher wie ein vorwiegend optisch orientiertes Lebewesen. Die geblendeten Tiere suchten regelmäßig ein Versteck auf. Sie begnügten sich nicht mit der Wohnröhre, sondern verließen diese und gingen auf den Boden. Dort machten sie meist nicht sogleich Anstalten, die Maske wegzuputzen, sondern putzten zunächst nur ihre Palpen. Dann aber strichen sie, fast unauffällig, einige Male mit diesen über die Maske. Durch fortgesetztes leichtes Anblasen konnte ich sie bis zur völligen Trocknung der Maske daran hindern; aber später fuhren sie beharrlich damit fort, und nach Stunden, mitunter erst

nach Tagen lösten sich ihre Masken, quollen zum Teil stark auf und wurden stückweise abgestreift. Bis dahin blieben die Spinnen weitgehend reaktionslos. Sobald aber ihre vorderen Mittelaugen (Hauptaugen) frei waren, liefen und reagierten sie wieder ganz normal. Die übrigen Augen konnten noch tagelang verdeckt sein. Ich ging dann dazu über, die Tiere im Hitzestupor zu lackieren. Dabei konnte die Maske in Ruhe unter dem Binokular angefertigt, sogleich auf ihre Vollständigkeit geprüft und getrocknet werden, ehe die Tiere wieder zur vollen Aktivität erwacht waren. Letzteres erwies sich als unnötig; denn die Versuchstiere schienen die Maske nach dem Stupor gar nicht als „störend“ zu empfinden. Jedenfalls behielten sie sie tage-, ja wochenlang, blieben aber trotzdem so inaktiv, daß ich nur unbedeutende Einzelbeobachtungen machen konnte. Eines Tages kam mir der Zufall zu Hilfe. Ein adultes ♀, das im Hitzestupor eine Augenmaske aus Nagellack erhalten hatte, behielt seine volle Reaktionsbereitschaft, bewegte sich nach kurzer, tastender Orientierung ohne jede Unsicherheit im eigenen Netz und gab während stundenlanger Versuche „bereitwilligst Antwort“ auf die brennendsten Fragen, die ich bezüglich der Bedeutung des Gesichtssinnes zu stellen hatte. Ich gab ihm abwechselnd Jungspinnen aus fremder Brut — es selbst hatte noch nicht einmal Eier abgelegt — und kleine Fremdspinnen aufs Netz. Diese wurden sofort verfolgt und zum Teil getötet, aber nie kontrolliert, jene wurden entweder gar nicht beachtet oder, wenn sie von mir getrieben wurden, regelrecht kontrolliert (vgl. S. 388) und laufen gelassen. Von den Kontrollen habe ich einige photographische Aufnahmen gemacht, von denen hier zwei wiedergegeben sind (Abb. 1 und 3, S. 389 u. 390). Ein adultes ♂ von *Microlinyphia pusilla* begann jedesmal, wenn ich es auf das Netz des geblendeten *Coelotes*-♀ setzte, ganz reflektorisch mit den Palpen zu trommeln, und zwar so schnell und unausgesetzt, daß diese kaum mehr wahrnehmbar waren. Die Netzinsassin „verwarnte“ oder verfolgte es in Scheinangriffen, ließ ihm aber jedesmal Gelegenheit zur Flucht. Bei Wahrnehmung des Schleichens von Clubionen ruckte sie, beim Angriff auf einen *Lithobius* war sie durchaus Herr der Situation und tötete ihn durch Biß in die Körpermitte. Ein Mehlwurm schließlich wurde zuerst zweimal kurz (vorne und hinten), dann in Körpermitte lang und anhaltend gebissen und eingetragen. Trotz heftiger Krümmungen ihres Opfers ließ sie es nicht mehr los. Als dabei ihr Kopf am Röhrendach scheuerte, sprang die Maske ab, und nun verhielt sich diese Spinne ebenso wie im umgekehrten Falle eine helladaptierte nach der Blendung: Sie ließ von der Beute ab und tastete sich unsicher und torkelnd in die Wohnröhre, war aber nach einer halben Stunde wieder hervorzulocken. Anderntags fand die ungewöhnliche Reaktionsbereitschaft dieses ♀ nach der Blendung dadurch eine Erklärung, daß es in der Nacht Eier abgelegt und sich deshalb wohl in einem besonderen Reizzustand befunden hatte. Das Verhalten des geblendeten Tieres unterschied sich so wenig von dem eines schenden, daß mir während der Versuche immer wieder Zweifel an der ausreichenden Blendung gekommen waren. Glücklicherweise war dann die Maske vollständig abgesprungen und erlaubte so eine zweifelsfreie Kontrolle der Blendwirkung. Auf ihrer konkaven Seite waren sämtliche Augenlinsen als Negativ abgezeichnet, und der Abstand ihrer Eindrücke vom Maskenrand ließ darauf schließen, daß nicht einmal von der Seite Licht eingefallen sein konnte. Eine mikroskopische Untersuchung der Maske bei konzentriertem durchfallendem Licht ließ außerdem ihre völlige Lichtundurchlässigkeit feststellen.

Diese Versuche beweisen, daß ein *Coelotes*-♀ auch ohne Mithilfe der Augen Beutetiere richtig erkennen und fangen und — was in diesem Zusammenhang besonders wichtig ist — die Jungen von diesen unterscheiden kann. Das war bei diesen Bewohnern dunkler Schlupfwinkel ohnedies zu erwarten. Trotzdem wird der Gesichtssinn von ihnen normalerweise (wenigstens bei Helligkeit) gefordert,

wie die Unsicherheit und Reaktionssperre geblendeter Tiere beweist. Er scheint deshalb wenigstens eine Art Tonuswirkung auszuüben und wahrscheinlich durch Wahrnehmung bestimmter Marken (helle Flächen der Umgebung, dunkles Schlupfloch) auch zur Orientierung im Netz beizutragen.

Eine optische Unterscheidung der Jungen von Fremdspinnen konnte auch dadurch ausgeschlossen werden, daß ich die *Coelotes*-♀♀ hinter dichte und für diesen Zweck genügend undurchsichtige Netzteile lockte. Zur Veranschaulichung dessen sowie gleichzeitig als Beispiel für die ganze Versuchsreihe sei auf die Experimente mit einem ♀ kurz eingegangen. In seinem Netz war die Wohnröhre in Form eines U angelegt, dessen beide Schenkel oben ziemlich offen waren und dessen Biegung eine etwa 3 cm dicke Säule aus undurchsichtigem, stark verschmutztem und verpilztem Gespinst umschloß. Die Testspinnen schickte ich dem ♂ bald auf dem einen, bald auf dem anderen Röhrenschenkel entgegen, nachdem es zur Verdeckung seines Blickfeldes hinter die Säule gelockt worden war. Jedesmal mußte es erst ein Stück um diese herumspringen; doch kam es in der Regel nur bei Annäherung von Fremdspinnen hinter der Säule hervorgeschossen. Als es einmal gelungen war, auf dem einen Röhrenschenkel ein Junges, auf dem anderen einen *Macrargus* ziemlich gleichzeitig auf den Weg zu bringen, wurde das ♀ unsicher. Hinter der Säule wandte es sich ruckweise hierhin und dorthin, bis es sich schließlich für den Angriff auf letzteren entschied, obwohl das Junge inzwischen schon fast bei ihm angelangt war, der *Macrargus* aber nur drei kurze Etappen zurückgelegt hatte. Dieses ♀ blieb 12 Tage lang bei täglich 2—4stündigem Experimentieren in höchster Handlungsbereitschaft und behielt eine ungeminderte Bereitschaft zu erneutem Beutefang dadurch, daß es alle Spinnen nach Abtötung wegwarf. Bei längeren Versuchsserien zeichneten sich allerdings bei diesem wie bei anderen ♀♀ Dressureinflüsse deutlich ab. Ließ ich nämlich, um gerade eine Dressur auszuschließen, auf ein zur Mutter geschicktes Junges nicht in gleichmäßigem Wechsel eine Fremdspinne, sondern weitere Junge folgen, war die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem später erscheinenden Fremdling nicht selten merklich abgeschwächt. Die ♀♀ wandten sich entweder gar nicht um oder setzten nicht sogleich zum Angriff an, sondern zögerten so lange, bis die Fremdspinne noch näher herangekommen war. Auch das Umgekehrte war zu beobachten: Ließ ich nach dem „Angebot“ mehrerer Fremdspinnen sogleich ein Junges folgen, wurde es gestoppt und kontrolliert. Einzelne, die dabei zu dicht vor die Mutter gefallen und nicht mehr rechtzeitig erkannt worden waren, wurden sogar totgebissen. Im ganzen gesehen aber waren solche „Mißgriffe“ sehr seltene Ausnahmen. Aus den wechselnden Situationen war darauf zu schließen, daß die Unterscheidungssicherheit nicht durch abnehmende Entfernung des Reizobjektes, sondern durch eine längere

Wahrnehmung der von ihm verursachten Netzerschütterungen erhöht wird.

Weitere Beobachtungen ließen mich abermals an der untergeordneten Bedeutung des Gesichtssinnes zweifeln. Im Rahmen der 1959 mitgeteilten Versuche mit größeren Fremdspinnen hatte ich ein ♀ von *Pisaura mirabilis* auf das Netz eines *Coelotes*-♀ gesetzt und letzteres durch zusätzliche Netzerschütterungen zu einem scharfen Angriff auf *Pisaura* gereizt. Als diese aber im letzten Moment — übrigens ganz ausnahmsweise — in Drohhaltung ging und beide Vorderbeine hochriß, ergriff *Coelotes* die Flucht und war lange nicht mehr aus dem Versteck zu locken. Auch die 1959 beschriebene und abgebildete Drohhaltung von *Xysticus* löste eine ähnliche Phobie aus. Diese Gelegenheitsbeobachtung brachte mich auf der Suche nach Möglichkeiten, die Bedeutung von Gesichtssinnesreizen beim Beutefang zu prüfen, auf den Gedanken, diese offenbar sehr abschreckende Drohhaltung einer *Pisaura* mit der starken Lockwirkung der von einem Käfer verursachten Netzerschütterungen zu kombinieren. Zu diesem Zweck klebte ich eine dem Alkohol entnommene *Pisaura*, die ich in Drohhaltung gebracht und getrocknet hatte, einem lebenden Schwarzkäfer (*Helops*) auf den Rücken. Das Abdomen der Spinne nahm ich ab, um den Käfer nicht allzusehr zu belasten. Ebenso entfernte ich ihre Hinterbeine und die Tarsen des dritten Beinpaars, damit sie nicht am Netz streifen und die Netzerschütterungen des Käfers verfälschen konnten. Ihre beiden vorderen Beinpaare waren gestreckt erhoben und V-förmig gestellt. Ihr Cephalothorax war dem Käfer so weit vorne aufgesetzt, daß die Cheliceren (in Vorderansicht) den Kopf des Käfers weitgehend bedeckten. Der so bepäckte Käfer konnte trotz seiner Last noch gut laufen und im Gleichgewicht bleiben. Auf dem Netz bewegte er sich schaukelnd und schwenkte die Spinnenbeine drohend über sich. Zu tasten war für *Coelotes* also nur der Käferlauf, zu sehen aber die *Pisaura*, die sich in Drohhaltung scheinbar höchst erregt hin- und herwiegte und außerdem noch auf ihn zukam. Diese Versuchsanordnung schien mir geeignet, auch einem Bewegungssinnes von *Coelotes* in besonderem Maße Rechnung zu tragen, das man ja bei Spinnen als Gesichtssinnesleistung in erster Linie erwarten wird. Aber für die *Coelotes*-♀ kam keine Spinne, sondern ein Käfer, und dementsprechend behandelten sie diese Konstruktion. Sie griffen „entschlossen“ an, bissen — je nach Anlaufrichtung — meist in die Kopfpartie der *Pisaura*, vereinzelt auch in den hinteren Teil des Cephalothorax oder versuchten dies an den Elytren des Käfers. Eine Reihe derer, die fest in den Cephalothorax gebissen hatten, merkten sofort, daß der „Motor“ dieser Beute tiefer saß, sprangen herum und bissen in die Beine oder Elytren des Käfers. Von 12 *Coelotes*-♀, denen dieser „Spinnenkäfer“ je zweimal (mit einer Pause von mindestens

einer ^{1,2} Std) aufs Netz gesetzt wurde, reagierte nur eines beide Male phobisch: es griff aus 7 cm Entfernung schon zögernd an und kehrte 1 cm vor dem Käfer um. Ob es wirklich vor dem optischen Eindruck oder vor der Luftbewegung, die von den schwingenden *Pisaura*-Beinen erzeugt wurde, zurückschreckte, ist ungewiß. Ein zweites ♀ kehrte beim Wiederholungsversuch 5 cm vor dem Käfer um.

Nach allen diesbezüglichen Versuchen und Beobachtungen war also dem *Gesichtssinn* für die Unterscheidung zwischen Jungen und Fremdspinnen gegenüber Tastsinneseindrücken eine ganz untergeordnete Bedeutung zuzumessen. Er kann hierzu sogar entbehrt werden, wie die Versuche mit dem geblendeten ♀ beweisen; doch habe ich den Eindruck gewonnen, als würde er im Bedarfsfalle und in unmittelbarer Nähe manchmal doch stärker herangezogen und erinnere an den Fang von Ameisen (1961, S. 707). Selbst wenn diese Spinnen auf Entfernungen bis etwa 1 cm über ein ausreichendes Formensehen verfügen würden, könnte dieses das in Rede gestellte Unterscheidungsvermögen nicht erklären; denn Fremdspinnen werden nachweislich noch auf weit größere Entfernung erkannt und entschlossen angesprungen. Würde es einer zusätzlichen optischen Kontrolle in unmittelbarer Nähe bedürfen, müßte zwischen Angriff und Biß regelmäßig eine Verzögerung entstehen. Die Spinnenmütter griffen auch Fremdspinnen an, die noch wesentlich kleiner waren als die jeweiligen Jungen in ihren Netzen, beispielsweise *Micrargus herbigradus*. Nur Milben (Thrombidiiden) wurden nicht mehr angegangen. Diese dürften als die untere Grenze der Beutegröße angesprochen werden.

Eine *geruchliche Unterscheidung* durch Duftstoffe, die auf dem Luftwege über eine gewisse Entfernung perzipiert werden, braucht wahrscheinlich kaum in Rechnung gestellt zu werden. Zwar habe ich selbst in dieser Richtung keine speziellen Versuche angestellt, und der bei Spinnen allgemein leider nur sehr mangelhaft untersuchte chemische Sinn stellt überhaupt eine peinliche Unbekannte bei derartigen Untersuchungen dar; eine Reihe von Gelegenheitsbeobachtungen aber, die in anderem Zusammenhang erwähnt werden, sowie die unten beschriebenen Versuche, die Jungen durch Bestreichen mit Körpersäften anderer Tiere in Beuteobjekte zu verwandeln, dürften auch die Möglichkeit einer geruchlichen Unterscheidung — soweit es die Fernwahrnehmung betrifft — in Abrede stellen lassen.

Aus den bisherigen Versuchen war also zu folgern, daß die Reaktionsunterschiede der Spinnenmütter gegenüber Jungen und Fremdspinnen auf verschiedenartige Netzerschütterungen zurückzuführen sind. Solche Unterschiede können lediglich die *Reizintensität* betreffen, worunter die Amplitudenweite zu verstehen ist. Aber da nicht von vorneherein anzunehmen war, daß eine kleinere Fremdspinne weitere Erschütterungs-

amplituden erzeugt als ein größeres Junges, glaubte ich, den Unterschied in der *Reizqualität*, d. h. im Frequenzumfang der erzeugten Netzerschütterungen, in der Betonung bestimmter Frequenzbereiche, in rhythmischen Besonderheiten oder dergleichen suchen zu müssen. Um diese Vermutung bestätigt zu finden, versuchte ich sodann, die Bewegungsweise der Jungen zu verändern. Anfangs nahm ich an ihnen Beinamputationen vor; aber bald half mir eine Zufallsbeobachtung, diesen radikalen und irreversiblen Eingriff durch eine elegantere und schonendere Methode zu ersetzen. Bestreicht man das Hinterbein eines Jungen mit dem Fettkörper eines Mehlwurmes, hält es dieses weitgehend steif und zieht es nach. Durch Bestreichen zweier benachbarter Extremitäten, die leicht miteinander verkleben und beide nachgezogen werden, läßt sich die beabsichtigte Wirkung erhöhen. Meist habe ich die Beine III und IV einer Seite bestrichen. Werden die Jungen gleich nach dieser Behandlung aufs Netztapetum gesetzt, streben sie — einem in dieser Situation verstärkten Fluchttrieb folgend — der Wohnröhre zu. Erst in ihrem sicheren Versteck putzen oder — wohl zutreffender gesagt — verdauen sie mit großer Ausdauer die hinderliche Masse weg und sind dann wieder voll bewegungsfähig. Als nun die so behandelten Jungen in zahlreichen Versuchen mit nachgezogenen Beinen etwas humpelnd in die Wohnröhre zurückkehrten, sprangen ihre Mütter schon aus einiger Entfernung auf sie zu, aber nicht, wie man hätte erwarten können, um sie wie Fremdspinnen zu töten, sondern nur, um sie zu stellen und in einer eigenartigen Weise zu betasten. Infolge der etwas veränderten Bewegungsweise ihrer Jungen waren sie über deren Artzugehörigkeit in „Zweifel“ geraten und kontrollierten die Verdächtigen. Der Beschreibung dieser hochinteressanten und bei Spinnen erstmals festgestellten Kontrolle (wie ich dieses Verhalten kurz bezeichnen möchte) sei ein eigener Abschnitt eingeräumt.

II. Kontrolle und Ausweis der Jungen

Die Kontrolle der Jungen, die meist in der Wohnröhre stattfindet, erfolgt in der Weise, daß die Spinnenmutter auf das verdächtige Junge sprungartig zueilt, dicht vor ihm in ganz charakteristischer, von der Fanghandlung deutlich verschiedener Weise den Vorderkörper ruckartig hebt, die gleichzeitig hochgerissenen Vorderbeine über das Junge hinwegstellt und sie dabei hart auf dem Netz aufschlägt. Mit dem Aufsetzen der Vorderbeine senkt sie den Cephalothorax zum Jungen herab und legt ihm das Tarsusende eines abwärts gehaltenen, leicht abgewinkelten Palpus aufs Abdomen. Die typische Stellung der Tiere bei der Kontrolle zeigen die Abb. 1 und 2 aus verschiedenem Blickwinkel. Auf Abb. 2 ist an der Stellung des Abdomens zu erkennen, daß das ♀ zur Kontrolle des Jungen Sekundenbruchteile vorher hinter

der Netzwand hervorgeschossen war. Die Momentaufnahme gibt einen Eindruck von der Bewegungsdynamik und Bewegungseleganz dieser Spinnen. Das ♀ auf Abb. 1 und 3 war geblendet. Die mattgraue Blendkappe über der Augenpartie hebt sich deutlich ab. Die Vorderbeine des ♀ sind bei der Kontrolle meist parallel nach vorne gestellt und schon beim vorherigen Hochreißen in allen Gliedern mit Ausnahme des Tarsus nahezu rechtwinklig gekrümmt. Sie berühren das Junge nicht, sondern versperren ihm nur den Weg von der Mutter weg. Im Bedarfsfalle könnten sie selbstverständlich blitzschnell als Fangbeine gebraucht werden und das Opfer an die Cheliceren führen. Wie die Abbildungen zeigen, stehen die Jungen im Augenblick der Kontrolle teils frontal, teils lateral zur Mutter; doch wird das Palpenende immer auf das Abdomen des Jungen gelegt, meist auf dessen vorderen Teil, seltener auf dessen Mittelpartie. Bevorzugter Auflageort ist die Medianlinie (Abb. 3). Bei frontaler Kontrolle (Abb. 4) wird der Palpus in vielen Fällen so weit vorne am Abdomen angesetzt, daß seine Spitze auf den Petiolus weist. In der Regel wird nur ein Palpus gebraucht, und zwar ganz unregelmäßig entweder der rechte oder der linke, welcher eben jeweils dem Abdomen des Jungen am nächsten ist. Dieser bleibt während der ganzen Kontrolle ruhig aufgelegt. Nur in besonderen „Zweifelsfällen“, beispielsweise wenn dem Jungen artfremde Duftstoffe anhaften, wird auch der andere Palpus hinzugezogen; dann werden beide alternierend und richtig tastend gebraucht. Je nach dem jeweiligen Erregungszustand der Spinnenmutter und nach dem Grad der Bewegungsänderung beim Jungen ist die Kontrolle verschieden eingehend. Aus denselben Gründen erfolgt sie auch auf sehr unterschiedliche Entfernung. Einmal eilt ein ♀ auf ein noch 2—5 cm weit entferntes



Abb. 1. Typische Stellung der *Coelotes*-Mutter (hier ein geblendetes ♀) bei der Kontrolle eines Jungen



Abb. 2. Dieses ♀ kam zur Kontrolle des Jungen blitzschnell hinter der Netzwand hervor

Junges zu, ein andermal setzt es erst dann zur Kontrolle an, wenn dieses an ihm vorbeilaufen will, und stoppt das Junge, indem es aus dem Stand heraus eine Art Bocksprung macht. Kontrollen werden nicht nur von sitzenden und lauernden Müttern ausgeführt; sie erfolgen nicht minder häufig bei ihrer Rückkehr von erfolgreicher oder erfolgloser



Abb. 3. Bei der Kontrolle legt das ♀ seinen Palpus meist auf die Medianlinie der vorderen Abdomenhälfte des Jungen (geblendetes ♀, dasselbe wie auf Abb. 1)



Abb. 1. Aus dem Lauf heraus und gleichsam „im Vorbeigehen“ kontrolliert dieses ♀ ein Junges

Beutejagd, bei gelegentlichen Rundgängen durch die Wohnröhre, sogar während der Mahlzeit oder während des Putzens. Sehr oft werden sie nur so „im Vorbeigehen“ und mit großer Lässigkeit vorgenommen, wovon Abb. 4 einen besseren Eindruck gibt, als Worte es vermögen. Diese Kontrolle erfolgte aus dem Lauf heraus und ohne die typische Sperrhaltung der Vorderbeine.

Die Dauer einer normalen Kontrolle beträgt nur wenige Sekunden. Ihr Ende wird vielleicht immer von der Mutter bestimmt, wobei denkbar wäre, daß ihr Palpendruck nachläßt. Das läßt sich nicht sehen. Die sichtbare Trennung beider Tiere aber wird entweder von der Mutter eingeleitet, indem diese sich umdreht und entfernt, oder vom Jungen, indem es einfach wegläuft. Beide Möglichkeiten sind etwa gleich häufig. Das

jeweils zurückbleibende Tier bleibt meist noch kurze Zeit sitzen, ehe auch es seines Weges geht. Die Umkehr des ♀, die in der Regel mehr oder minder ruckartig, mit Hochwerfen des Vorderkörpers erfolgt, ist mitunter so heftig, daß der Eindruck entsteht, als müßte es seine Cheliceren mit aller Anstrengung wegreißen, um der Versuchung nicht zu erliegen, in das Junge zu beißen. Auch mutet eine besonders betonte Abwendung wie eine Geste an, in der ein vermenschlichender Beobachter eine Art Entschuldigung der Mutter vor dem Jungen erblicken könnte: „Pardon, ich habe Dich nicht sogleich erkannt.“ Wenn das Junge zuerst geht, läuft es nie zwischen den Vorderbeinen des ♀ hindurch, sondern entfernt sich — vom ♀ aus gesehen — in seitlicher oder in

schräg nach hinten verlaufender Richtung. Der Weg zwischen den Beinen II und III ist wohl der am häufigsten gewählte. Gelegentlich kriecht ein Junges auch unter der Mutter hindurch, was diese durch Heben ihres Körpers erleichtert. Abb. 5 zeigt, wie das Junge nach beendeter Kontrolle (das ♀ hat die Vorderbeine bereits auseinandergenommen) so dicht unter den Cheliceren einer (übrigens fremden!) Mutter hindurchläuft, daß der Eindruck entsteht, als wäre es schon in ihren Klauen. Es kam aber unter den Spinnwarzen heil hervor. So lassen die von den Jungen benutzten Entfernungswege darauf schließen, daß der Bereich zwischen den Vorderbeinen des ♀ eine besondere Gefahrenzone darstellt und gefährlicher ist als etwa die Nähe ihrer Cheliceren. Dank der experimentellen Auslösbarkeit des Kontrollverhaltens ist dem Untersucher eine willkommene Möglichkeit zur Analyse der Merkmale gegeben, die der Spinnenmutter das Erkennen ihrer Jungen ermöglichen. Dazu ist zu fragen: 1. Wann erfolgt überhaupt eine Kontrolle (Fernwahrnehmung)? und 2. was wird kontrolliert (Kontaktwahrnehmung) bzw. welchen Ausweis geben die Jungen? Eine Kontrolle



Abb. 5. Nach beendeter Kontrolle läuft ein Junges unter der Mutter hindurch

erfolgt immer nur dann, wenn ein Junges durch ungewöhnliche Netzerschütterungen „auffällt“. Dazu bedarf es gar keiner Veränderung der Laufweise, die (wie bei den geschilderten Versuchen) durch Bewegungsbehinderung bedingt ist: es genügt oft schon, ein Junges durch Reizung mit der Nadel oder mit Chemikalien zu einem ungewöhnlich schnellen Lauf (Fluchtlauf) oder (was meist Hand in Hand geht) zu ruckartigen Bewegungen zu veranlassen. Ohne Beeinflussung von außen erfolgt eine Kontrolle vor allem dann, wenn sich zwei Junge um einen Futterbrocken streiten, woraus für den Beobachter der Eindruck von der friedensstiftenden Mutter entsteht. Kontrollen sind an der Tagesordnung. Solange sie sich nicht häufen, hinterlassen sie keine phobischen Nachwirkungen bei den Jungen. Nicht selten sah ich Junge unmittelbar nach der Kontrolle ihre Mutter um Futter anbetteln. Bei ungestörten Bruten erfolgt stunden- und (soweit ich abschätzen kann) sogar tagelang keine Kontrolle. Auch bei starkem Hunger und häufiger Bettelei der Jungen sind sie nicht vermehrt. Sie häufen sich indessen, wenn eine Spinnenmutter durch irgendwelche Experimente in gesteigerten

Erregungszustand versetzt worden ist und wenn sie durch wahrgenommene und entkommene Fremdspinnen „mißtrauisch“ geworden ist. Eine Spinnenmutter hat sich beispielsweise nach vergeblicher Jagd auf eine Fremdspinne auf ihren Lauerposten zurückbegeben. Schickt man nun gleich darauf ein Junges in die Wohnröhre auf sie zu, kann dieses kontrolliert werden, ohne daß es absonderlich gelaufen wäre. Läuft aber in gleicher Situation ein Junges an der Mutter vorbei zur Röhrenöffnung, um sich kurz „umzusehen“, und kommt ohne Verzug wieder zurück, dann darf es auch bei beschleunigtem Rücklauf in der Regel unkontrolliert passieren. Der *Ausweis des Jungen*, also der Signalreiz, der die Spinnenmutter zur Beendigung der Kontrolle veranlaßt, konnte nicht einwandfrei erkannt und analysiert werden. Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß es sich dabei nicht, wie man in Anbetracht des stereotypen Kontrollverhaltens aller Spinnenmütter erwarten sollte, um einen ganz bestimmten Signalreiz handelt, sondern um einen Merkmalskomplex, dessen Einzelmerkmale einander von Fall zu Fall — offenbar durchaus situationsabhängig — ersetzen können. Außerdem handelt es sich nur um einen Ausweis der Artzugehörigkeit, nicht im engeren Sinne der Zugehörigkeit zum Netz. Junge, die einem anderen Netz entnommen worden sind und unter Umständen ganz andere Nahrung aufgenommen hatten, werden von fremden Müttern nicht eingehender betastet. Da ich mit Jungen anderer *Coelotes*-Arten keine derartigen Versuche angestellt habe, ist noch ungewiß, ob sich der Ausweis nicht, wie ich vermute, sogar auf die Gattungszugehörigkeit ausdehnt.

Wegen des Palpengebrauches der ♀♀ bei jeder Kontrolle wird man den Signalreiz natürlich in erster Linie in *Geruchs- oder Tastqualitäten* suchen. In dieser Annahme bestärkte mich die Beobachtung, daß gerade bei eingehender Kontrolle beide Palpen vom ♂ ebenso gebraucht werden wie beispielsweise von *Coelotes*-♂♂, die auf die Geruchsspur eines geschlechtsreifen ♀ gekommen sind. Um die Orientierung nach Geruchsmerkmalen zu prüfen, versuchte ich zuerst, den Körpergeruch von Jungen mit Benteduft zu überdecken. In zahlreichen Experimenten bestrich ich das Abdomen (teilweise auch den Cephalothorax) verschieden großer Junger aus verschiedenen Netzen mit frisch extrahiertem Fettkörper aus Tenebrioniden oder mit der Hämolymphe (vereinzelt sogar mit dem Gift) anderer Spinnenarten (insbesondere *Clubiona reclusa*), bis sie — bei Verwendung der erstgenannten Substanz — ganz weißgelb gefärbt waren und dadurch auch ihre Farbe verändert hatten. Der Überzug hatte außerdem eine Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit zur Folge, wodurch die Prüfung von Geruchs- und Tastqualitäten gleich kombiniert werden konnte. Durch gleichzeitiges Bestreichen der Extremitäten konnte außerdem die Bewegungsweise der Jungen in dem bereits besprochenen Sinne verändert und dadurch erreicht werden.

daß die so Präparierten in den meisten Fällen auch tatsächlich kontrolliert wurden. Bei keinem der 120 Versuche mit 18 *Coelotes*-Müttern wurde ein mit Beuteduft behaftetes Junges bei der Kontrolle gebissen! In 76 Fällen erfolgte allerdings eine intensivere Betastung mit beiden Palpen, und gelegentlich verfolgte ein ♀ — immer weiter betastend und offensichtlich durch den Beuteduft irritiert — das Junge etwa 1 cm weit, ehe es davon abließ. Zwischendurch habe ich auf die vordere Abdomenhälfte einiger Junger knallroten, in Azeton gelösten Nagellack gestrichen, dessen penetranter Geruch diesen Spinnen zuwider ist (32 Versuche). Wiederum wollte ich Geruch, Farbe und Oberflächenbeschaffenheit verändern, diesmal jedoch zum Teil in abschreckender Weise. Das Verwunderliche am Verhalten der kontrollierenden ♀♀ war deshalb nicht, daß sie wiederum nicht zubissen, sondern daß sie gar nicht sichtlich zurückschreckten. Diese Feststellung veranlaßte mich dazu, zehn ♀♀ je einen lebenden, mit derselben Farbe fast vollständig lackierten Mehlwurm vorzusetzen — ein Parallelversuch übrigens zu den mit Schneckenschleim bestrichenen Mehlwürmern (1961, S. 710). Das Unerwartete trat ein: Die Spinnen bissen ohne Zögern in die absonderliche Beute und hatten sich offenbar ausschließlich von deren Netzerschütterungen leiten lassen; denn fünf ♀♀, denen ebenso behandelte, aber tote Mehlwürmer aufs Netz gelegt worden waren, verschmähten dieses Angebot. Da ich nun die festgestellte Bedeutungslosigkeit von Geruchs- und Tastqualitäten zunächst noch für unwahrscheinlich hielt, kamen mir Zweifel, ob bei der bisher gewählten Versuchsanordnung die den Jungen aufgetragene Schicht den Artgeruch genügend überdecken würde: außerdem hielt ich dabei die Ausschaltung etwaiger taktiler Merkmale nicht für genügend gewährleistet. Die ♀♀ könnten die Jungen an der Anordnung und Beschaffenheit der ausnehmend langen Haare erkennen, die deren Abdomen bedecken und die durch Fettkörper nicht restlos überdeckt worden waren. In einer weiteren Versuchsserie klebte ich den Jungen deshalb Stücke der Rückenhaut frisch getöteter Clubionen mit etwas Mehlwurmbrei auf den Rücken. Diese waren so zugeschnitten, daß sie entweder als ovale oder rechteckige Schilde die Abdomina bedeckten und mit einer Verschmälерung nach vorne noch ein Stück über die Einsenkung zwischen Abdomen und Cephalothorax reichten. Damit waren den kontrollierenden ♀♀ Geruch und Integumentbeschaffenheit einer feindlichen Spinne geboten; auch hielt ich es für wesentlich, daß die Körperform der Jungen völlig verändert war; statt der starken Rundung konnten die ♀♀ nur den flachen Schild tasten. Durch die aufgeklebten Stücke waren die Jungen zudem höher geworden. Eine derartige Veränderung war deshalb ein willkommener Begleitfaktor dieser Versuchsanordnung, weil auch daran zu denken war, daß die Mütter mit Hilfe einer bestimmten Palpenstellung an den Jungen

regelrecht „Maß nehmen“ könnten. Für diese Möglichkeit sprach allerdings von vorneherein sehr wenig, da Junge sehr verschiedener Größe in kurzen Zeitabständen hintereinander „vermessen“ und trotzdem alle für „passend“ befunden wurden. Diese Versuche waren äußerst zeitraubend, weil die Deckstücke, wenn sie nicht genau paßten und richtig aufgesetzt waren, sich infolge der Beinbewegungen der Jungen beim Lauf verrutschten und bald abfielen. Das Aufkleben der Stücke machte einen methodischen Trick erforderlich; denn ein gewaltiges Festhalten dieser kleinen, zarten Tiere gelingt ohne Quetschungen oder Beinverluste kaum. Ich setzte die Jungen deshalb in eine Petrischale, wo sie meist am Rand entlangliefen. Dann stellte ich ihnen einen Plastilinwürfel in den Weg, der an seiner unteren Kante ein als Versteck sehr einladendes Loch hatte, in das die Jungen mit ihrem Cephalothorax gerade hincinpaßten. Da sie bei Belästigung von hinten in der Regel eine Weile versuchten, noch tiefer in das Loch hineinzukriechen, konnte währenddessen ihr herausragendes Abdomen in der beschriebenen Weise beklebt werden. — Trotz dieser erheblichen Veränderungen fanden zwölf Spinnenmütter ihre eigenen und fremde Jungen bei 36 Kontrollen ganz „in Ordnung“ und zur Brut gehörig! Trotz dieser weiteren Bestätigung dafür, daß Geruchs- oder Tastqualitäten nicht *die* Erkennungsmerkmale abgeben, halte ich es aber nicht für ausgeschlossen, daß ein spezifischer Artgeruch, der möglicherweise von den Jungen während der Kontrollen sogar von besonderen Hautdrüsen abgesondert werden könnte, dennoch jeden anderen Duft übertrifft. Die bisherigen Ergebnisse sowie eine Reihe zufälliger Beobachtungen veranlaßten mich aber auch, den *Bewegungen* der Jungen während der Kontrollen meine besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Die beobachteten Bewegungen lassen sich in folgende drei Kategorien einordnen:

1. Palpen- oder Beinbewegungen, 2. Körperzittern und 3. Umfallenlassen.

Diese Gruppen sind nicht nur nach ihrer Häufigkeit, sondern auch nach ihrem vermutlichen Wirkungsgrad geordnet.

Palpen- und Beinbewegungen sieht man am häufigsten. Sie erfolgen in der Weise, daß das Junge bald nach Beginn der Kontrolle und noch während der Betastung durch die Mutter mit oder ohne Aufrichtung seines Vorderkörpers entschlossen ein Vorderbein (oder beide), dazu gelegentlich auch einen Palpus, hebt und damit die Cheliceren oder einen Palpus der Mutter berührt. Abb. 4 zeigt einen Ansatz hierzu. Jedesmal, wenn ich ein derartiges Verhalten eines Jungen eindeutig sehen konnte, erfolgte auch eine sofortige, meist auffallend ruckartige Abwendung der Mutter; doch war weder eine ganz bestimmte Bewegungsweise der Jungen noch ein bestimmtes Berührungsziel herauszufinden. Von einer Reihe scheinbar wohlgezielter Beinbewegungen abgesehen, macht dieses Verhalten den Eindruck, als würde es sich lediglich um plan- und richtungslose Abwehrbewegungen handeln. Jedenfalls steht fest, daß die Jungen ihre Mutter dabei durchaus nicht immer berühren und trotzdem eine schnelle Beendigung der Kontrolle herbeiführen.

Weit seltener sah ich das *Körperzittern*, im ganzen kaum öfter als 50mal. Vielleicht erfolgte es häufiger, als ich es beobachtet habe. Auch könnte es manchmal so schwach sein, daß man es nicht erkennen kann. Ich sah es nur in solchen Situationen, wo ♂♂ auf verdächtige Junge schon aus mehreren Zentimetern Entfernung in sehr scharfem, „polterndem“ Lauf zueilten. Dann blieben die Jungen sofort stehen und zitterten teils vor, teils während der Betastung. In jedem Falle ließen die ♂♂ sofort ab, und einige Male stoppten sie ihren Anlauf schon vor dem zitternden Jungen. Das Körperzittern kommt als Ausdruck starker Erregung auch bei erwachsenen Spinnen vor (vgl. S. 489). Eine Zufallsbeobachtung würde in die Vorstellung passen, daß dem Zittern eine besondere Hemmungsfunktion zukommt. Einem *Coelotes*-♂, das eine *Clubiona reclusa* gebissen hatte, nahm ich die Beute ab, legte sie an anderer Stelle wieder aufs Netz und lockte das ♀ durch Nadelzupfen dorthin. Es betastete die gelähmte *Clubiona* und spreizte, als diese noch einige letzte Zuckungen machte, die Cheliceren schon zum Biß; da setzte bei der *Clubiona* plötzlich ein tetanisches Zittern ein. *Coelotes* fuhr wie entsetzt zurück und suchte die Wohnröhre auf. Dagegen konnte ich durch Anlegen einer Vibrationsnadel an tote Organismen keine derartigen Reaktionen auslösen.

Das *Umfallenlassen* von Jungen habe ich nur wenige Male beobachtet, und jedesmal handelte es sich dabei um netzfremde Junge, die unsanft auf ein Netz geworfen worden waren und durch starke Erschütterungen einen vehementen Angriff der Netzsassin aus größerer Entfernung ausgelöst hatten. Bei Annäherung des Alttieres ließen sie sich anscheinend vor Schreck auf die Seite oder auf den Rücken fallen (Abb. 6) und völlig bewegungslos die Kontrolle über sich ergehen. Dieses Verhalten sieht ganz nach einer Demutsstellung aus, hat aber damit wahrscheinlich nichts zu tun. Selbst bei diesen Kontrollen, bei denen ja nun ganz andere Körperteile betastet wurden, kamen die Jungen unversehrt davon.

Nun werden auch die häufigeren dieser Bewegungen — sogar vom gleichen Jungen und in vergleichbarer Situation — viel zu unregelmäßig ausgeführt, als daß sie *den* Signalreiz schlechthin bilden könnten; doch scheinen sie hochwirksame Reize zu sein, von denen die Jungen im Bedarfsfalle Gebrauch machen. Aus allen Beobachtungen habe ich den festen Eindruck gewonnen, daß die Jungen schon an der Art der Annäherungsweise, also sozusagen am „Schritt“ einer Mutter, der sich ihnen ja ebenfalls in Form von Netzerschütterungen mitteilt, den Grad ihrer Erregung, ihrer Handelsbereitschaft und damit der Gefahr erkennen. Bei Berührung sagt ihnen vielleicht der Palpendruck dasselbe. Nur so kann man sich erklären, warum ein Junges sich in dem einen Falle ruhig betasten läßt oder die Kontrolle dadurch sogar abkürzt, daß es wegläuft, im anderen jedoch Beine hebt und zittert. Je langsamer eine Mutter herankommt und je ruhiger sie den Ausweis „verlangt“, um so weniger sieht das Junge sich veranlaßt, ein unbedingt überzeugendes Kennzeichen zu geben. Es ist überhaupt sehr fraglich, ob sich eine Spinnenmutter bei der Kontrolle eines Jungen von bestimmten Merkmalen oder einfach vom *Gesamtverhalten* leiten läßt. Für ein Junges sind derartige Kontrollen nichts Außergewöhnliches und nichts Beunruhigendes. Es hat ein „gutes Gewissen“. Und vielleicht ist gerade seine „Unbekümmertheit“ dabei der sicherste Ausweis. Eine fremdartige Spinne sucht diesem Netz ohnedies zu entgehen. Wird sie noch

dazu gestellt und betastet, bleibt sie zwar steif stehen wie ein Junges zunächst auch, doch dürfte diese Situation für sie vermutlich höchst beunruhigend sein. Daraus können sich wesentliche Verhaltensunterschiede ergeben, Unterschiede in der Stellung, dem Tonus, vielleicht sogar der Pulsfrequenz (Auflage des Palpus in der Herzgegend!). Gerade wegen der Verschiedenartigkeit der Bewegungen, selbst beim Heben eines bestimmten Beines, ist es wahrscheinlich, daß diese gar nicht als spezifische Bewegungen, sondern als Verhalten reaktionsauslösend



Abb. 6. Ein vor die Röhrenmündung gesetztes Junges ließ sich vor der herbeieilenden Mutter auf den Rücken fallen

wirken. Beinheben mit oder ohne Betastung der Mutter sowie das Davonlaufen eines Jungen, das ja vielfach in Richtung auf die Mutter zu erfolgt, könnten die Fanghandlung des ♀ durch eine Art Einschüchterung² hemmen, ähnlich wie dies durch *Trochosa* geschehen kann, die auf *Coelotes* zugetrieben wird (vgl. TRETZEL 1959, S. 203). Keine Fremdspinne bewegt sich während einer Betastung von selbst auf *Coelotes* zu! Eine solche „Dreistigkeit“ legen nur Netzangehörige an den Tag. Um die

Wirksamkeit von Bewegungen zu prüfen, habe ich als Gegenprobe kurz vorher getötete Junge aufs Netztapetum gelegt und die ♀♀ zu den Leichen hingelockt. Wurden die Leichen während der Betastung von mir in verschiedener Weise bewegt, erfolgte in jedem Falle der Biß (je drei Versuche an sieben Müttern). Stellte ich aber meine Manipulationen ein, sobald die ♀♀ herangekommen waren, wurden die Leichen stets mit beiden Palpen eine Weile betastet und dann in der Regel gefaßt, eingetragen und den Geschwistern überlassen (je zwei Versuche mit neun ♀♀, von denen eines beim ersten und eines beim zweiten Versuch die Leiche liegenließ). Ein zehntes ♀ aber nahm bei zehnmaligem Angebot eigener und fremder Junger keines an. Diese Versuche lieferten allerdings keinen Beweis dafür, daß irgendeine spezifische Bewegung der Jungen während der Kontrolle erforderlich wäre, und sind deshalb in diesem Zusammenhang kaum erwähnenswert; denn der Biß der ♀♀ erklärt sich in diesen Fällen wahrscheinlich einfach daraus, daß die von

mir künstlich erzeugten Netzerschütterungen eine stärkere Reizwirkung als sie normalerweise vom Jungenlauf ausgeht, hatten, weshalb sich die ♀♀ von vorneherein mit einer anderen „Einstellung“ dem Reizobjekt genähert hatten. In einer Reihe weiterer zehn Versuche klebte ich die obere Körperhälfte von Jungen lebenden Ameisen (*Myrmica*) auf und ließ diese in den Wohnröhren von zehn Spinnenmüttern laufen. Sie wurden ausnahmslos wie Ameisen behandelt und ohne weitere Prüfung totgebissen.

Es ist höchst erstaunlich, wie wenige „Irrtümer“ den ♀♀ bei den Kontrollen unterlaufen. Bei sicher weit über 1000 von mir beobachteten Kontrollen, die teils bei Versuchen provoziert, teils ohne unmittelbare Einwirkung von außen her von Müttern und Nichtmüttern an eigenen oder netzfremden Jungen durchgeführt wurden, kamen insgesamt nur acht Junge ums Leben. In jedem Falle handelte es sich dabei um einen offensichtlichen Mißgriff, der dadurch zustande kam, daß einer durch die unmittelbar vorausgegangene Begegnung mit einer Fremdspinne

stark erregten und höchst „mißtrauischen“ Mutter ein Junges versehentlich zu dicht vor die Cheliceren geworfen wurde. Nicht eingerechnet sind hier allerdings die Opfer, die zu Lasten eines bestimmten ♀ gingen. Dieses tötete jedes vorgesetzte netzfremde Junge, auch jüngste Stadien, solange es selbst erst Eier hatte. Es befand sich in einem Dauerzustand starker Erregung und hoher Handlungsbereitschaft, der vielleicht auf einen Beinschaden zurückzuführen war. Schon in freier Natur hatte es das rechte Vorderbein ab Patella verloren, ließ aber trotzdem keine Beeinträchtigung der Ortung oder der Fangleistung erkennen. Den eigenen Jungen gegenüber aber erwies es sich als eine sehr „fürsorgliche“ Mutter, die wahrgenommene Beutetiere verbissen angriff und jeden Fang anstandslos den Jungen überließ. Nach Erscheinen seiner eigenen Jungen tolerierte es auch netzfremde Junge. Es kontrollierte nicht öfter als andere Mütter auch, obwohl seine „Nervosität“ bis an sein Lebensende anhielt.

Die Kontrolle stellt zweifellos eine *ritualisierte Fanghandlung* dar, bei der aber nicht nur die Endhandlung, der Biß, gehemmt ist, sondern

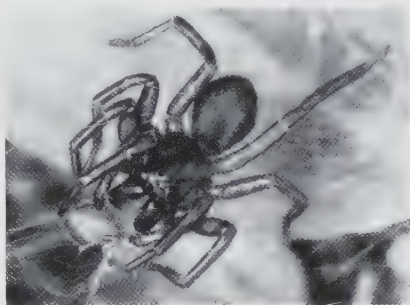


Abb. 7. Eine junge *Agelena labyrinthica*, die kurz nach einem *Coelotes*-Jungen vor dieses ♀ gesetzt worden war, wurde nicht erst kontrolliert, sondern sofort totgebissen. Die Momentaufnahme zeigt, wie das ♀ sein Opfer mit den Beinen gerade faßt, um es an die Cheliceren zu reißen. An diesen sind bemerkenswerterweise weder die Klauen ganz ausgeschlagen noch die Grundglieder weit geöffnet. Das geschieht erst zum Biß selbst und ist eine Teilhandlung für sich

bei der auch schon vorhergehende Teilhandlungen modifiziert und gleichsam „entschärft“ sind. Bereits in der Aufrichtung des Vorderkörpers dicht vor dem Jungen tritt ein wesentlicher Unterschied gegenüber einem „scharfen“ Angriff zutage. Bei diesem bleibt der Vorderkörper — sofern es sich um einen Angriff auf gleich große Organismen handelt — in geduckter Haltung, und aus dem Anlauf heraus erfolgen Zugriff und Biß; bei der Kontrolle hingegen wird der Anlaufschwung durch Hochwerfen des Vorderkörpers und der Vorderbeine gleichsam abgebremst. Das betonte Aufstampfen der über das Junge hinweggestellten Vorderbeine wirkt wie eine Drohung: „Halt, keinen Schritt weiter . . .!“ Bezeichnend ist ferner, daß die Vorderbeine den Körper des Jungen nicht berühren. Die Tarsen sind nicht griffbereit einwärts gekrümmt, sondern stehen mit dem Metatarsus in gerader Linie oder sind gelegentlich sogar etwas nach auswärts gewinkelt (Abb. 2 S. 389). Beinpaar II ist vorgezogen, III hingegen bleibt in der Regel seitwärts oder sogar etwas rückwärts gestellt und wird als Stützbein gebraucht (Abb. 1 S. 389), während es bei der „scharfen“ Fanghandlung im Augenblick des Zugriffes mit nach vorne genommen wird (Abb. 7). Darin kommt der Abstand zur Fanghandlung, das Ritualisierte dieser Kontrolle zum Ausdruck.

III. Reproduktion von Netzerschütterungen auf elektroakustischem Wege

Nachdem sich gezeigt hatte, daß schon so verhältnismäßig geringfügige Veränderungen der Bewegungsweise von Jungen ausreichen, um die Mutter zu einer Kontrolle zu veranlassen, habe ich im Rahmen dieser Arbeit erstmals den Versuch unternommen, die von verschiedenen Spinnen und Beutetieren verursachten mechanischen Netzerschütterungen mit Hilfe eines Abtastsystems und Verstärkers in elektroakustische Schwingungen umzuwandeln, um sie auf Tonband aufnehmen und nach Belieben über einen entsprechend umgebauten Lautsprecher wieder als mechanische Schwingungen ins Netz der Versuchstiere zurückschicken zu können. Dieser Plan entsprang dem Wunsche nach genauerer Analysierbarkeit der reaktionsbestimmenden quantitativen und qualitativen Komponenten solcher Netzerschütterungen sowie nach Unabhängigkeit von den „Launen“ und der Lenkbarkeit der jeweiligen Testobjekte. Hatten doch die bisher durchgeführten Versuche lediglich die Tatsache einer unterschiedlichen Behandlung von Jungen und Fremdspinnen erwiesen, aber nicht weiter nach den Gründen forschen lassen. Ich erwartete also, daß die Spinnenmütter beispielsweise die Reproduktion der Netzerschütterungen, die ein auf dem Netz laufender Käfer erzeugt hat (im folgenden kurz Reproduktion eines Käferlaufs genannt), mit einem sofortigen Angriff beantworten würden, auf die eines Jungenlaufs dagegen reaktionslos blieben, und hoffte, durch

quantitative und qualitative Veränderung des Frequenzverlaufs mit Hilfe eines Frequenzsiebes oder zunächst wenigstens durch Variieren der getrennten Höhen- und Tiefenanhebung eines Wiedergabeverstärkers bei gleichbleibender Aussteuerung (oder umgekehrt) die reaktionsauslösenden Komponenten analysieren zu können. Die Versuche waren indessen sehr enttäuschungsreich.

Zunächst wird die *Methode der Aufnahme und Wiedergabe von Netzerschütterungen* interessieren. Sie kann keineswegs als optimal und „ausgereift“ bezeichnet werden, da sie infolge prinzipieller Verwendungsgrenzen, die einerseits durch das Verhalten der Versuchstiere, andererseits durch den Leistungsbereich der erreichbaren Geräte gezogen wurden, eine vorzeitige „Entwicklungshemmung“ erfahren hat. Zur *Abtastung* der Netzerschütterungen benutzte ich anfangs ein piezo-elektrisches Mono-Kristalltonabnehmersystem der Firma ELAC mit geringer Rückstellkraft, das normalerweise zur Abtastung von Mikrorillenschallplatten Verwendung findet. Ich ersetzte seinen Mikrosaphir durch ein Stückchen Kupferdraht, dessen Länge ich versuchsweise zwischen 1 und 2 cm variierte. Diesen legte ich im Winkel von etwa 45^0 von unten her so an das Netz an, daß er durch die Netzschwingungen — der Berliner Schrift der Schallplatte entsprechend — hauptsächlich eine seitliche Auslenkung erfuhr. Die geringe Spannung, die ein derartiges Tonabnehmersystem abgibt, machte die Verwendung eines Vorverstärkers notwendig, und dieser erwies sich als der kritische Punkt dieses Aufnahmeverfahrens. Ein Gleichstrom-Vorverstärker stand mir nicht zur Verfügung. Mit einem Wechselstromgerät aber konnte ich bei dem notwendigen Verstärkungsgrad (zum Teil bis 150:1) trotz der verschiedensten Abschirmungsversuche nicht den erforderlichen Abstand vom Netzbrumm erzielen. Bei versuchsweiser Wiedergabe derartiger Aufnahmen reagierten manche Versuchstiere offensichtlich nicht auf die Lauferschütterungen, sondern auf den Netzbrumm. Ich ging dann zur ausschließlichen Verwendung eines Tauchspulensystems über, mit dem heute leistungsfähige dynamische Breitband-Mikrophone ausgestattet sind. Ein solches stellte mir das *Laboratorium Wennebostel* (Dr.-Ing. SENNHEISER) zur Verfügung. Sein Spulenwiderstand betrug 200 Ω . Gegenüber dem Kristallsystem hatte es den großen Vorteil, daß es mit einem Mikrophon-Übertrager 1:20 direkt an den hochohmigen Eingang des Tonbandgerätes angeschlossen werden konnte. Dank der starken Spannung, die es abgab, reichte der Verstärker des Tonbandgerätes für eine volle Aussteuerung aller Aufnahmen aus. Außerdem sprach das Tauchspulensystem auf den tiefen Frequenzbereich besser an als der Kristalltonabnehmer. Sein Nachteil gegenüber diesem bestand nur darin, daß außer den Netzerschütterungen selbstverständlich auch alle Geräusche der Umgebung in die Aufnahme eingingen. Brauchbare Aufnahmen gelangen deshalb in der Regel nur in den späten Abendstunden; aber auch dann wurden noch zahlreiche Versuche durch fernes Autohupen, Türeenschlagen oder Knarren des Fußbodens bei eigenen unbedachten Bewegungen vereitelt. Doch kam ich bald darauf, mir diesen Nachteil der „Hellhörigkeit“ des Mikrophons in der Weise zunutze zu machen, daß ich zwischen bzw. zu den laufenden Erschütterungsaufnahmen kommentierende Worte aufs Band sprach, wodurch nachher das Wiederfinden und Herausschneiden wichtiger Aufnahmeabschnitte sehr erleichtert wurde. Zur Abtastung der Netzerschütterungen mit dem Tauchspulensystem klebte ich an die Spitze der freiliegenden, stumpfkegeligen Membrankalotte in Verlängerung der Kegelachse ein 1,5 cm langes Stück dünnen Kupferdraht, dessen angeklebtes Ende ringförmig umgebogen war. Um die Lauferschütterungen nicht nur an einem Punkt, sondern über eine längere Laufstrecke hinweg abtasten zu können, klebte ich am freien

Ende dieses Drahtes, quer zu ihm gestellt, einen weiteren Draht aus demselben Material, der längsval gebogen war und die Form einer geraden Dipolantenne hatte. Seine Länge betrug 3 cm, seine beiden Schenkel waren in einer Ebene orientiert. Diese brachte ich — ihrer ganzen Länge nach — mit der Unterseite der Netzfläche in so schwache Berührung, daß die Schwingungsverhältnisse der Netzdecke möglichst wenig verändert wurden. Eine gewisse Schwingungsdämpfung war dabei natürlich unvermeidlich. Um den Abtaster mit der erforderlichen Bewegungseinheit mit der Netzfläche in günstigen Kontakt bringen zu können, befestigte ich das Tauchspulensystem auf der oberen Kante eines Mikroskoptubus, so daß ich mich zur Hebung und Senkung des Abtasters des Grob- und Feintrieb des Mikroskops bedienen konnte. Zur Dämpfung von Umgebungsgeräuschen war das Tauchspulensystem allseits mit einer Schaumgummikapsel von fast 1 cm Wanddicke verschalt, die nur oben eine kleine Öffnung für den Austritt des Drahtchens besaß. Zur Dämpfung von Bodenerschütterungen ruhten außerdem sowohl das Tauchspulensystem als auch die Tischbeine, auf denen das Mikroskop stand, auf Schaumgummiunterlagen. Zwischendurch habe ich mit gleich gutem Erfolg auch von der Oberseite der Netzdecke abgetastet, zum Teil einfach dadurch, daß ich den an der Membrankalotte angeklebten Draht verlängerte und sein freies Ende in der Netzdecke einhakte. In diesen Fällen war das Tauchspulensystem an einem allseits beweglichen Stativarm befestigt.

Die Abtastung der Erschütterungen an natürlich angelegten, großflächigen Netzen erfordert sehr viel Zeit und Geduld; denn einmal ist hier die Ankopplung des Abtasters erschwert, und zum anderen muß bei den in der Regel gewünschten Aufnahmen eines normalen und ruhigen Laufes abgewartet werden, bis sich die Tiere von selbst zum Abtastort begeben. Um zu einer Serie von Aufnahmen der Lauferschütterungen verschiedener Tiere unter möglichst gleichen Bedingungen zu gelangen, wie sie nur durch gleiche Schwingungsverhältnisse des Netzes, gleiche Netzstruktur, gleichen Abstand der Tiere vom Tontaster usw. gegeben sind, bediente ich mich eines für diese Zwecke angefertigten „Laufstalles“. Dieser hatte die Maße $10 \times 2 \times 3$ cm (Höhe), war aus Pappkarton mit sehr glatter Oberfläche (Verhinderung des Erkletterns seiner Wände!) zusammengeklebt und oben offen. Aus dem Mittelteil seines Bodens war ein Rechteck von 7 cm Länge und der gesamten Breite (2 cm) ausgeschnitten und die entstandene Öffnung mit einem Netzstück überklebt, das ich dem Fangtapetum eines *Coelotes*-Netzes entnommen hatte. Vor Trocknung des Klebstoffes hatte ich die Spannung des Netzstückes durch Einhängen von Gewichten geprüft und korrigiert, bis sie dem mittleren Spannungsgrad eines natürlich angelegten Tapetums entsprach. Die Abtastung der Netzerschütterungen erfolgte mit längsgestelltem Draht an der Unterseite des Netzstückes. Durch die beiderseits des Netzstückes stehengebliebenen Bodenteile von je 3×2 cm war eine Art „isolierter Boden“ geschaffen, auf den die Versuchstiere gesetzt, auf dem sie bei Bedarf zum Lauf angetrieben wurden und auf dem sie nach Überquerung des Netzstückes wenden konnten, ohne daß die Wendebewegungen oder zusätzliche Erschütterungen beim Einsetzen und Antreiben in die laufenden Aufnahmen mit eingegangen wären. Andere Formen von Laufställen haben sich nicht bewährt, am wenigsten ein zylindrischer Behälter, dessen untere Öffnung mit einem runden Netzstück verschlossen war, weil alle Tiere in der Regel nur an der Wand entlang gelaufen waren und mit den Extremitäten der Wandseite hochzuklettern versucht hatten. Ihre Lauferschütterungen waren dadurch ganz unnatürlich geworden. Die abgetasteten Schwingungen sprach ich mit dem Tonbandgerät „Phonorex“ auf BASF-Tonband, Typ LGS Standard. Die Aufnahmgeschwindigkeit betrug stets 19 cm/sec. Das Gerät arbeitete im Doppelspurverfahren und erlaubte eine Aufzeichnung in beiden Laufrichtungen ohne Umlegen der Spulen. Dadurch war es möglich, auf der einen Spur desselben Bandabschnittes

beispielsweise einen Käferlauf, auf der Gegenspur einen Jungenlauf aufzunehmen und dann bei der Wiedergabe durch einfaches Umschalten der Laufrichtung wechselweise auf die eine oder andere Aufnahme überzugehen. Außerdem konnten durch Schneiden und Kleben der Bänder den Aufnahmen wichtige Abschnitte entnommen und für die Versuche in beliebiger Reihenfolge aneinandergefügt werden. Dieses Verfahren hatte den großen Vorteil, daß es Schaltstöße, die bei Ingangsetzung oder beim Stoppen des Tonbandgerätes entstanden und teilweise schon in die Aufnahmen mit eingegangen waren, entfernen oder vermeiden ließ. Aus über 100 Tonbandaufnahmen von Lauferschütterungen der verschiedensten Kleintierarten, die meist dem Biotop von *Coelotes* entstammten, habe ich 55 für die oszillographische Auswertung ausgewählt.

Die Wiedergabe (Reproduktion) der Erschütterungsaufnahmen erfolgte über einen abgeänderten permanentdynamischen Rundlautsprecher (Korbdurchmesser 12 cm) mit gesondert aufgehängter Schwingspule. Seine Membran hatte ich bis auf einen kleinen Ring um die Schwingspule entfernt und als „Vibrationsnadel“ einen 5 cm langen Draht aus Kupfer (versuchsweise auch aus anderen Metallen) an die Schwingspule geklebt. Das abgewinkelte Ende des Drahtes wurde bei Reproduktionen im Netztapetum eingehakt. So gab die Vibrationsnadel die in elektrische Schwingungen umgewandelten und auf Tonband aufgesprochenen Netzerschütterungen entsprechend den Bewegungen der Schwingspule als mechanische Schwingungen wieder ins Netz zurück. Da die Lautsprechermembran entfernt war, ging dies selbstverständlich stumm vor sich (nur sinusförmige Schwingungen hoher Frequenz waren schwach zu vernehmen); doch hörte ich die Wiedergabe zur Kontrolle über den eingebauten Lautsprecher des Tonbandgerätes mit. Zur Dämpfung der Eigenschwingungen der Vibrationsnadel stellte ich nach weniger erfolgreichen Versuchen mit Papier und Gummi zwischen ihrem freien Ende und dem stehengebliebenen Membranring durch Ankleben von zwei weiteren Drähten eine starre Verbindung her. Später ersetzte ich die Vibrationsnadel durch einen Nylonstrang gleicher Länge, dessen eines Ende in breiter Fläche an der Schwingspule angeklebt und dessen anderes mit einem Häkchen zum Einhaken im Netz versehen war. Von der Herstellung einer festen und unmittelbaren Verbindung zwischen Schwingspule und Netz durch Zusammenkleben beider oder durch Vermittlung eines festgeklebten Zwischenstückes aus Spinnweb, Seide oder Papier, die vielleicht besser gewesen wäre, habe ich abgesehen, weil diese einer Reihenuntersuchung hinderlich gewesen wäre und außerdem zu einer Beschädigung der Netze geführt hätte. Als Wiedergabeverstärker reichte der des Tonbandgerätes mit etwa 4 Watt Sprechleistung im allgemeinen aus. Versuchsweise verstärkte ich die vom Tonbandgerät abgegebene Spannung noch durch Dazwischenschalten eines (allerdings nicht voll ausgereiften) 8 Watt-Verstärkers.

Bei den Versuchen stellte sich dann zu meiner größten Überraschung alsbald heraus, daß die *Coelotes*-♀♀ sogar auf die Reproduktion (= Sendung) eines vertrauten und hungrigen Tieren sicher „willkommenen“ Käferlaufs in der Regel negativ bis phobisch reagierten, was von mir zunächst im einzelnen gar nicht statistisch registriert wurde, sondern mich lange Zeit lediglich zur Suche nach methodischen Fehlern veranlaßte. Bei späteren Reihenversuchen habe ich dann festgestellt, daß der Prozentsatz der auf die Sendung eines Käferlaufs negativ reagierenden Versuchstiere unter jeweils 25—30 adulten ♀♀, die an drei verschiedenen Tagen daraufhin geprüft worden waren, um 80 % lag. Die überwiegende Mehrzahl von ihnen blieb auf die Sendung hin ruhig

sitzen, duckte sich vielleicht etwas oder drehte sich einfach um. Gerade die oft erfolgte Abkehr von der Reizquelle, die sogar mit einer weiteren Zurückziehung in den Schlupfwinkel verbunden sein konnte, war das Ungewöhnliche dabei. Nur einzelne Tiere fielen ein-, höchstens zweimal am Tage auf die Imitation herein und bissen in die Vibrationsnadel. Nur *ein* adultes ♀ war so „entgegenkommend“, dies über etwa 10 Tage mit nur kurzen Unterbrechungen zu tun und auf diese Weise bei gelegentlichen Demonstrationen zur Institutsbelustigung beizutragen. Daß es auf die dazwischengeschaltete Sendung eines Jungenlaufes nicht ansprach, verstärkte den Eindruck des Erfolges.

Ich muß zu diesen Versuchen noch bemerken, daß ich eine Negativdressur durch häufiges Angebot dieser Reize vermieden habe. Methodische Verbesserungen wurden nur an wenigen, ganz bestimmten und wegen der Käfignummern unverwechselbaren Versuchstieren erprobt. Bis ich dann allen übrigen Individuen die technisch verbesserten Reproduktionen wieder anbot, waren Tage vergangen. Manchmal ließ ich die Tiere so lange hungern, um ihre Reaktionsbereitschaft zu erhöhen, und dann sendete ich die Reproduktionen jedem Versuchstier nur ein- bis dreimal ins Netz. Waren mir manche Spinnen wegen Ausbleibens jeglicher Reaktion auf meine Sendung hin allzu reaktionsträge erschienen, ließ ich der Imitation oft unmittelbar das Original folgen, indem ich einen lebenden Käfer der gleichen Art aufs Netz setzte. Augenblicklich schlug die scheinbare und unverständliche Reaktionsträgheit in höchste Handelsbereitschaft um. Bei gleichzeitigem Angebot von Reproduktion und Original, das ich in der Weise machte, daß ich 4—5 cm neben der vibrierenden Nadel, doch in gleichem Abstand von der Wohnröhre wie diese, einen lebenden Käfer aufs Netz setzte, griffen einzelne ♀♀ sofort das Original an. Ich war außerdem bestrebt, zwischendurch Frischfänge aus dem Freiland nachzuholen und diese insbesondere auf ihre ersten, spontanen Reaktionen auf meine Reproduktionen zu prüfen, die jedoch in den meisten Fällen ebenso negativ waren wie nach einer Vielzahl von Versuchen.

Es konnte nun auf diese Weise leider nichts weiter bewiesen werden, als daß die *Coelotes*-♀♀ in der Lage sind, die natürlichen Bewegungen der Beutetiere im Netz von deren Imitationen zu unterscheiden. Zweifellos war die Reproduktion zu unnatürlich, und die Suche nach den methodischen Fehlern wäre eigentlich eine Frage für sich, die in Anbetracht der überwiegend negativen Versuchsergebnisse hier nicht weiter erörtert zu werden bräuchte. Sie gewinnt aber in diesem Zusammenhang insofern an Bedeutung, als durch sie Anhaltspunkte für die reaktionsbestimmenden Komponenten und für das Unterscheidungsvermögen zwischen verschiedenartigen Erschütterungsreizen gefunden werden konnten. Der Unterschied zwischen Original und Reproduktion war in der Reizqualität zu suchen; denn die Reizintensität konnte bei der Reproduktion so sehr verstärkt werden, daß die Netzdecke infolge der starken Ausschläge der Vibrationsnadel heftig hin- und hergerissen wurde und schließlich zerriß, was bei den als Beuteobjekte in Frage kommenden Organismen in diesem Maße nicht vorkommt.

Immerhin bringt uns auch der negative Befund insofern einen Schritt weiter, als er beweist, daß diese Spinnen nicht auf jeden Erschütterungsreiz schlechthin positiv reagieren. Das ist neu. Seit BARROWS (1915) kennen wir die Netzspinnen lediglich als „positiv vibrotaktisch“ (SAVORY nannte ihre Reaktion 1935 Vibrotropismus, KOEHLER 1950 Vibrotropotaxis). Nach den bisherigen Untersuchungen wäre zu erwarten, daß sie — in gewissen Intensitätsgrenzen natürlich — von vibratorischen Reizen jeder Art angelockt würden. Da bei künstlicher Erzeugung von Erschütterungsreizen bisher nur mit sinusförmigen Schwingungen verschiedener Frequenz gearbeitet wurde, konnte ein derartiges Unterscheidungsvermögen gar nicht auffallen. Der Physiker BOYS (1880 und 1890) war als erster auf den Gedanken gekommen, einer Kreuzspinne eine Stimmgabel an das Netz zu halten. Dieses Instrumentes bediente sich dann eine Reihe von Untersuchern (die PECKHAMS 1887, MCCOOK 1893, PRITCHETT 1904, RABAUD 1920 und 1921, GRÜNBAUM 1927, MEYER 1928). BARROWS (1915) und PETERS (1931) ersetzten diese primitive Methode durch Verwendung eines elektrischen Vibrators, den sie durch Umbau einer elektrischen Klingel herstellten. LIESENFELD (1956) bediente sich als erster eines Tongenerators. Die Mehrzahl dieser Versuche wurden an Araneiden, insbesondere an der Kreuzspinne, angestellt, die auf diese Reize gut ansprachen. Selbstverständlich habe ich auch die Reaktionen von *Coelotes* auf sinusförmige Schwingungen geprüft. Vibrationen dieser Art aus dem gesamten Leistungsbereich des Gerätes von etwa 20 Hz bis 20 kHz habe ich einem Tongenerator entweder direkt entnommen oder vorher auf Tonband aufgesprochen und auf genau demselben Wege wie die Aufnahmen von Lauferschütterungen ins Netz der Versuchstiere geschickt. Ihre Reaktionen darauf waren ebenso positiv wie die der anderen Netzspinnen bei den Versuchen der vorgenannten Autoren. Alle *Coelotes*-♀♀ legten einen fortgesetzten, nur vorübergehend ermüdenden Angriffs-„Eifer“ an den Tag. Aber man braucht gar nicht zu apparativer Hilfe zu greifen: Ein ganz gewöhnliches Zupfen mit spitzer Nadel am Netz erwies sich — im ganzen gesehen — sogar als ein wirkungsvollerer Reiz als die Bewegungen der Beutetiere selbst. Das erscheint auf den ersten Blick geradezu paradox! Nichts lag deshalb näher als versuchsweise die im Netz eingehängte und „stumme“ Vibrationsnadel mit der Hand so zu bewegen, daß sie am Netz zupfte. Die Reaktion darauf war ebenso positiv, wie wenn mit irgendeiner anderen Nadel gezupft worden wäre — vorausgesetzt allerdings, daß die Versuchstiere keine Reaktionsminderung gegenüber dem Reizort infolge vorhergegangener Reproduktionen an den Tag legten. Wurde dagegen die vibrierende Nadel während der Wiedergabe von Lauferschütterungen zusätzlich mit der Hand bewegt, näherten sich die Tiere in der Regel

nicht. Auch zusätzliches Zupfen am Reizort während der Sendung hatte keinen Erfolg. Nadelzupfen ist *das* Lockmittel schlechthin. Es wird auch bei geringer Reaktionsbereitschaft stets beantwortet. Und gegenüber sinusförmigen Schwingungen liegt das Reaktionsverhältnis gerade umgekehrt als gegenüber Reproduktionen von Lauferschütterungen: Sie lösen zu 75—80% den Angriff aus.

Der wesentlichste *Unterschied zwischen originaler Netzerschütterung und deren Reproduktion* ließ sich bei mikroskopischer Beobachtung eines Netzpunktes schon optisch feststellen: Bei der Reproduktion wirken die Erschütterungen, die als seitliche Auslenkungen des angepeilten Netzfadens in Erscheinung treten, schneller, ruckartiger und vor allem *härter* als beim Original; ihnen fehlen die langsamen, *weichen* Schwingungen, die ein im Netz strampelnder Käfer verursacht. Das schnelle Zittern hochfrequenter Schwingungen, das freilich nicht leicht zu verfolgen ist, scheint ziemlich gleich zu sein. Die niedersten Frequenzen dagegen sind bei der Reproduktion stark gedämpft oder fehlen — was ihren untersten Bereich anbelangt — vielleicht ganz. Die Vernachlässigung dieses Frequenzbereiches erklärt sich aus dem Frequenzgang der handelsüblichen Aufnahme- und Wiedergabegeräte, der bekanntlich unterhalb von 40—30 Hz rasch absinkt. Auf S. 447 finden sich Meßwerte für die Weite der Schwingungsamplituden, die bei originaler Netzerschütterung durch einen Käfer erzeugt werden, sowie Angaben über die Methode ihrer Messung. Bei der Wiedergabe von Tonbandaufnahmen war ich selbstverständlich bestrebt, die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals anzugleichen, so daß die weitesten Amplituden der ersteren denen der letzteren entsprachen. Durch die optische Kontrolle ließ sich aber erkennen, daß diese weitesten Amplituden in beiden Fällen in verschiedenen Frequenzbereichen erzeugt wurden, und hierin lag wahrscheinlich der von den Spinnen bemerkte Unterschied. Bei der Originalerschütterung lagen sie im Bereich tiefster Frequenzen, schätzungsweise zwischen 1 und 20 Hz; bei der Reproduktion dagegen im Bereich zwischen 63 und 180 Hz, vornehmlich sogar erst zwischen 125 und 180 Hz (vgl. Abb. 8, e und f S. 415). Durch die technisch bedingte Dämpfung des untersten Frequenzbereiches werden also die stärksten Amplituden zwangsläufig in einen höheren Bereich verschoben, woraus sich die obengenannten optisch sichtbaren Unterschiede und für die Spinnen die Unnatürlichkeit bzw. der Bedeutungswandel der reproduzierten Erschütterungsreize ergeben.

Nachdem ich mir über diesen Unterschied klargeworden war, versuchte ich, die fehlenden tiefen Frequenzen während der Sendung durch verschiedenartige Manipulationen hinzuzugeben. Ich mußte mich mit einfachen Methoden begnügen, da mir die Geräte fehlten, die eine Einblendung unterdrückter Frequenzen durch Übersprechen der Band-

aufnahmen mit Schwingungen entsprechender Intensität ermöglicht hätten. Zusätzliches Nadelzupfen am Reizort hatte, wie erwähnt, keinen Erfolg. Dagegen konnte ich zwischendurch überraschend gute Erfolge durch besondere Aufhängung des zur Schwingungsübertragung benutzten Nylonbandes (vgl. S. 401) erzielen. Hängte ich dessen freies Ende in Käfigmitte an erhöhter Stelle des Netztapetums ein und ließ es gegen den Netzrand zu etwas durchhängen, so ließen sich bei günstigen Spannungsverhältnissen durch Aufschaukelung des Bandes während der Sendung in letztgenannter Gegend zusätzliche niederfrequente Schwingungen erzeugen: Das eingehängte Bandende vibrierte im Rhythmus der Aufnahme, und der Mittelteil des Bandes klopfte zwischendurch aufs Netz. Da die Lockwirkung durch einfaches Klopfen oder Zupfen am Netz während der Sendung nicht merklich erhöht werden konnte, ist anzunehmen, daß durch die Schaukelbewegung des Perlonbandes die fehlenden Frequenzen in einem natürlicheren Rhythmus zugegeben wurden als von Hand. Im ganzen gesehen aber waren auch diese Erfolge sehr ungleichmäßig und hingen offenbar ganz von der Netzform einerseits und der jeweiligen Spannung des Perlonbandes andererseits ab. Die Erzielung einer geeigneten Spannung war aber bei jedem erneuten Einhängen des Bandes weitgehend dem Zufall anheimgegeben. War sie zu Versuchsbeginn nicht gleich gegeben, hatten spätere Korrekturen wegen der „Vergrämung“ des Versuchstieres keinen Erfolg mehr. Nur in einem Falle verlief die Reaktionsfolge so, wie ich sie mir vorgestellt und gewünscht hatte: ein ♂, das Junge hatte, kam achtmal hintereinander auf die Sendung eines Käferlaufs an die Reizquelle heran und reagierte auf die unregelmäßig dazwischengeschalteten Sendungen des Jungenlaufes nicht. Als ich dann anschließend zwischen den weiterhin beantworteten Sendungen der Läufe verschiedener anderer Beutetiere das Schleichen einer *Clubiona* reproduzierte, ruckte das ♀ entweder oder lief sofort in den Wohnraum zurück (vgl. TRETZEL 1959). Es beantwortete insgesamt 19 verschiedenartige Reproduktionen „richtig“ und reagierte dann nicht mehr darauf. Auch nach erneutem Einhängen des Perlonbandes an den folgenden Tagen blieben die erwarteten Reaktionen aus.

Es war selbstverständlich noch an weitere Faktoren zu denken, welche die Unnatürlichkeit der Reproduktion bewirken konnten. So war der mit der Vibrationsnadel erzeugte Erschütterungsreiz nur punktförmig, ein Käfer hingegen, der auf seinen auseinandergestellten Beinen läuft, verursacht die Netzerschütterungen auf einer breiteren Fläche; außerdem blieb die Vibrationsnadel stationär, der Käfer wandert. Um diese Unterschiede auszugleichen, spießte ich tote Käfer auf die Vibrationsnadel und setzte statt der Nadelspitze die Käferbeine am Netz an. Im Laufe der Versuche wurden die Käfer so hin- und hergeschüttelt.

daß ihre Beine gliedweise abfielen, aber die Spinnen griffen nicht an. Zur Imitation der Ortsbewegung des Erschütterungsreizes zog ich das Ende eines aufs Tapetum gelegten, vibrierenden Perlonstranges langsam über verschiedene Netzpartien. Da sich diese Imitation technisch nur unbefriedigend ausführen läßt, ist das negative Ergebnis nicht über-raschend; doch scheint die Ortsbewegung gar nicht so nötig zu sein; denn ich habe viele Angriffe auf Beutetiere gesehen, die nach dem Einwurf im Netz eine Zeitlang auf der Stelle hängen- oder liegengeblieben waren. Bedeutungsvoller könnten die alternierenden, beidseitigen Beinbewegungen eines Käfers sein, die sich mit meinen Mitteln freilich nicht befriedigend darstellen ließen. Um sie wenigstens grob nachzuahmen, klebte ich neben die gedämpfte Vibrationsnadel aus Kupferdraht eine dünnere aus Eisendraht an die Schwingspule des Lautsprechers. Beide Drähte waren gleich lang, ihre abgewinkelten, im Netz eingehakten Spitzen waren im Abstand der gegenüberliegenden Tarsen eines Käfers voneinander entfernt. Während der Vibration schwang der ungedämpfte Draht infolge der stärkeren Eigenschwingung wenigstens teilweise im ungleichen Rhythmus mit und täuschte bis zu einem gewissen Grade eine alternierende Beinbewegung vor. Aber mit all diesen Methoden konnte nicht einmal eine 40%ige Reizbeantwortung erzielt werden. Und solange die Versuchstiere nicht einmal auf die Reproduktion eines Käferlaufs regelmäßig positiv reagierten, war natürlich das Ausbleiben eines Angriffes auf die eines Jungenlaufes nicht als die „richtige“ Antwort zu werten. Hier sei noch ein denkbar einfacher Versuch erwähnt, der aber die Wirkung der Veränderung des Frequenzspektrums sehr anschaulich zeigt. Hält man einen lebenden Käfer an den Elytren so ins Netz, daß nur seine strampelnden Beine auf der Stelle ins Tapetum treten, so erzielt man eine ähnliche Reizqualität wie bei den Reproduktionen: Es fehlt ein Teil der langsamen, weichen Schwingungen, die der frei bewegliche, schaukelnde Käfer hervorruft. Offensichtlich schafft man schon durch diese scheinbar geringfügige Veränderung der Bewegungsweise eines Käfers auf dem Netz für die Spinnen eine zur Vorsicht mahnende Reizsituation; denn sie nähern sich, wenn überhaupt, in der Regel nur etappenweise und sehr zögernd und lassen nach kurzer Betastung wieder ab. Andererseits bleibt auch bei Unterdrückung der hohen Frequenzen der Angriff häufig aus. Wackelt man nämlich mit einer durchs Tapetum gestochenen Nadel, so ist die Reizwirkung wesentlich geringer, als wenn man mit der Nadelspitze oberflächlich am Netz zupft.

Eine weitere Fehlerquelle hätte das Fehlen des Beutegewichtes sein können. Als Ersatz dafür legte ich dort, wo die Vibrationsnadel am Netz zupfte, eine Plastilinkugel entsprechender Größe aufs Netz, die außer ihrer Netzbelastung während der Sendung zitterte, bei stärkeren

Amplituden sogar in die Höhe hüpfte und zusätzliche Erschütterungen erzeugte. Aber damit hatte ich ebensowenig Erfolg wie mit einer Kombination von Gewicht und flächenhafter Verteilung des Erschütterungsreizes, die ich in der Weise vornahm, daß ich die Vibrationsnadel an ein Käfermodell aus Plastilin mit Drahtbeinen ansetzte. Schließlich versuchte ich die Erschütterungsübertragung noch auf ganz andere Weise. Ich spannte im Abstand von 25 cm über einem natürlich angelegten Netz Perlongewebe aus und verband die Mittelpunkte beider Flächen mit einem straff gespannten Seidenfaden, der das Netztapetum etwas anhub. In dieses hängte ich noch ein Gewicht ein, damit es beim Niederschwingen der Perlondecke, auf der ich dann einen Käfer herumlaufen ließ, rascher und deutlicher mitgehen sollte. Ich versuchte diese Art der Schwingungsübertragung nur bei einem ♀ und hatte damit keinen Erfolg.

IV. Angeborene und erfahrungsbedingte Anteile bei der Reaktion auf Erschütterungsreize

Als weiterer bemerkenswerter Befund bei den im vorhergehenden Abschnitt mitgeteilten Versuchen sei hier besonders herausgestellt, daß Nadelzupfen und sinusförmige Schwingungen von *Coelotes* in der Regel positiv beantwortet werden, die unzureichenden Imitationen (Reproduktionen) von Lauferschütterungen dagegen nicht. Bei allen handelt es sich um künstlich erzeugte Reize, und es ist zunächst unverständlich, daß gerade diejenigen, die den von Beutetieren erzeugten und deshalb biologisch bedeutungsvollsten am nächsten kommen, die geringste Reizwirkung erzielen. Ihre mangelhafte Wirkung kann selbstverständlich nicht darauf beruht haben, daß sie einen völlig unzureichenden Reiz dargestellt hätten; denn die gelegentlichen Angriffe einzelner Versuchstiere haben bewiesen, daß sie in quantitativer und qualitativer Hinsicht als Auslöser immerhin ausgereicht haben. Die überwiegend negativen und insbesondere die wiederholten phobischen Reaktionen der Versuchstiere lassen vielmehr darauf schließen, daß die Reproduktionen infolge der festgestellten Veränderung der Reizqualität (Verschiebung im Frequenzspektrum) eine andere Bedeutung erlangt haben. Dies spricht für eine Einengung des angeborenen Auslöseschemas durch Erfahrung. Nur das durch Erfahrung modifizierte Verhalten kennt ein derart ganzheitliches Ansprechen auf Komplexqualitäten. Darauf haben zuerst besonders LORENZ und SEITZ hingewiesen. LORENZ (1943, S. 315) sprach von der „Komplexqualität des Erworbenen“ und machte auf ihre „Zerbrechlichkeit“ aufmerksam. Auch SEITZ (1939, S. 75) kam bei seinen Untersuchungen an Cichliden zu dem Schluß, daß es ein angeborenes Ansprechen auf Komplexqualitäten nicht zu geben scheine. Aus derselben Arbeit interessiert in diesem Zusammenhang besonders

folgender Satz (S. 79): „Wenn ein Tier irgendwelcher Art *dressurmäßig* auf Außenreize antwortet, so sind wir gewohnt zu sehen, daß es auf die Komplexqualität aller die Dressursituation kennzeichnenden Reize anspricht. Der Wegfall eines einzigen Einzelreizes kann dann die Gesamtqualität der Wahrnehmung zerstören bzw. verändern und damit die sonstige Beantwortung aller übrigen Reize verhindern.“ SETZ berichtete weiter, daß sich bei diesen Fischen beispielsweise die Oberflächenqualität des Artgenossen als ein erworbenes Merkmal erwiesen hat, „dessen geringfügige Abänderungen die Attrappe zum heftigst wirkenden Schreckmittel werden lassen“ (S. 79).

Prinzipiell die gleichen Ursachen scheinen dem Verhalten der Spinnen gegenüber Reproduktionen zugrunde zu liegen. Die an sich geringfügigen Veränderungen im Frequenzspektrum durch das Aufnahme- und Wiedergabeverfahren sowie andere genannte Faktoren genügten, um den Spinnen die Unnatürlichkeit dieser Reizsituation so deutlich werden zu lassen, daß sie ihr gegenüber entweder überhaupt nicht oder zumindest viel vorsichtiger reagierten als gegenüber völlig indifferenten, weil erfahrungsgemäß unbekannten Reizen. Für besonders wichtig halte ich die Feststellung, daß sich diese „Zerbrechlichkeit der dressurauslösenden Komplexqualität“ nicht allein bei der künstlichen Reproduktion bemerkbar macht; denn dabei könnte die Veränderung maßgebender und bereits im angeborenen Auslöseschema festgelegter Schwingungen für die Wahrnehmung des Tieres weit größer sein, als der menschliche Beurteiler annimmt; vielmehr genügt bereits das schon erwähnte Festhalten eines mit den Beinen sonst ganz natürlich ins Netz tretenden Käfers, um diese Reizsituation für die Spinne unnatürlich zu gestalten. Mit Vorbehalt glaube ich deshalb folgern zu dürfen, daß die Imitation eines bestimmten Erschütterungsreizes um so natürlicher sein muß, je mehr sie sich einer durch Erfahrung bedeutungsvoll gewordenen Reizart nähert.

So gesehen, bleibt es kein scheinbarer Widerspruch, daß die Spinnen gegenüber indifferenten oder „unbiologischen“ Erschütterungsreizen wie Nadelzupfen oder sinusförmigen Schwingungen, die (was insbesondere für letztere gilt) im Leben dieser Tiere sicher keinerlei erfahrungsbedingte Bedeutung erlangt haben, eine so anhaltende Reaktionswilligkeit bekunden. Reine, sinusförmige Schwingungen werden unter natürlichen Umständen auch von einer ins Netz geratenen Fliege nicht erzeugt. Ihre Flügelvibrationen werden von Bein- und Körperbewegungen überlagert, woraus ein unregelmäßiger, komplexer Schwingungsverlauf resultiert. Darauf hat schon LIESENFELD (1956) hingewiesen. Die biologisch bedeutungslosen Reize gehören demnach einem Bereich möglicher Erschütterungsqualitäten an, in den die Erfahrung noch nicht (oder nicht rechtzeitig) einengend und assoziationsbildend ein-

griffen hat. Die Verschiedenartigkeit der reaktionsauslösenden Schwingungen läßt darauf schließen, daß das angeborene Schema — wie zu erwarten — primär breit und unspezifisch ist, sich nicht auf komplexe Schwingungen allein beschränkt und somit jede Art von Netzerschütterung umfaßt, ausgenommen solche mit steilen und weiten Amplituden, auf die schon Jungtiere angeborenermaßen phobisch reagieren. Erst sekundär wird dieses durch Erfahrung teilweise so weit eingengt, daß die Tiere bei den in freier Natur wohl ausschließlich vorkommenden komplexen Schwingungen nur noch auf die vollständige Tastqualität eingeschränkt ansprechen, dagegen ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber bisher unbekannten Reizen gemäß dem ursprünglichen Auslöseschema unvermindert beibehalten.

Nun scheint dieser Erklärungsversuch einen Widerspruch zu enthalten; denn einerseits rechnet er mit einem nicht unbeträchtlichen Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Spinnen, aber andererseits zeigten die Dressurversuche, daß es um ihre Merkfähigkeit nicht gut bestellt ist. Selbst die Bedeutung des Nadelzupfens, einer merkmalsreichen komplexen Qualität, die einer Reihe von Versuchstieren gegenüber lediglich als Lockmittel diente und nie mit Belohnung, wohl aber mit der Strafe des Leer-Ausgehens verbunden war, haben sie in monatelangen Versuchen nicht „in Erfahrung bringen“ können und mit „Irreführung“ assoziieren gelernt. Diese Schwierigkeit oder Unfähigkeit *späteren* Lernens läßt annehmen, daß das „Kennenlernen“ der spezifischen komplexen Netzerschütterungen, welche die Beutetiere verursachen, schon in den frühen Jugendstadien durch *Prägung* (im Sinne von LORENZ) während einer sensiblen Phase erfolgt. Sobald die Jungspinne einmal den natürlichen Lauf eines Beutetieres auf dem Netz wahrgenommen hat, behält sie unverwechselbar dessen Eigenart. Alle späteren Erfahrungen solcher Art scheinen dagegen nur sehr kurzfristig behalten werden.

Auch im Verhalten anderer Netzspinnen scheint ein derartiger Lernvorgang eine Rolle zu spielen. Parallelen, die in den Arbeiten anderer Autoren zu finden sind, lassen vermuten, daß der Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Arthropoden bisher unterschätzt wurde. So kam EISENFELD (1956, S. 579) bei der schon erwähnten Bestimmung der Wirkung verschiedenartiger Netzerschütterungen auf die Radnetzspinne *Zygiella* zu dem Ergebnis, daß eine *frei ins Netz gehängte* Fliege den höchsten Grad der auslösenden Wirksamkeit erreicht. Der Autor merkt dazu im einzelnen (S. 579): „Ein zwar geringer qualitativer Unterschied bestand darin, daß es nicht gleichgültig war, ob die Fliege mit der Pinzette gehalten das Netz nur mit den Beinen erschüttern konnte, oder ob sie frei im Netz hing und zu den Beinbewegungen noch den des Fliegenkörpers hinzukamen . . .“ Die Verhaltenshomologie zu

dem obenerwähnten Käferversuch, den ich übrigens noch vor Kenntnis dieser Arbeit angestellt hatte, ist eindeutig. LIESENFELD führte die Reaktionsunterschiede allein auf Unterschiede in der Reizwirkung zurück und kam zu dem verallgemeinernden Schluß, daß komplexe Erschütterungsreize bei *Zygiella* wirksamer seien als sinusförmige Vibrationen. Von den Reaktionen erwachsener und erfahrener Individuen abgeleitet ist diese Folgerung sicher richtig. Die dabei unberührte Frage ist nur, inwieweit der Grad solcher Reizwirkung schon angeborenermaßen festgelegt oder (wie ich annehme) durch Erfahrung bestimmt ist. Diese Frage wird erst durch vorliegende Ergebnisse stark in den Vordergrund gerückt. Außerdem zeigt die Untersuchung an *Coelotes*, daß eine derartige Beweisführung ein anderes methodisches Vorgehen verlangt. LIESENFELD folgerte, daß das Beinzappeln einer Fliege wie überhaupt die komplexen Erschütterungsreize gegenüber Vibrationen deshalb als „höhere“ Reizqualitäten bezeichnet werden „müssen“, weil „vibrationsmüde Spinnen“ durch sie wieder zur Reaktion gebracht wurden. Er hat dabei aber die Möglichkeit einer Abdressur oder einer reizspezifischen Ermüdung gegenüber sinusförmigen Schwingungen anscheinend gar nicht in Rechnung gestellt.

Meine Befunde lassen demnach bezweifeln, ob komplexe Erschütterungsreize allgemein schon angeborenermaßen eine grundsätzlich stärkere Reizwirkung haben als sinusförmige Schwingungen. Diese Frage kann erst nach einer voraussichtlich sehr mühevollen Spezialaufzucht isolierter Jungspinnen beantwortet werden. Eine solche war mir im Rahmen dieser Untersuchung nicht mehr möglich, weil ich mit einem derartigen Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Spinnen selbst nicht gerechnet hatte. Zwar habe ich, wie an anderer Stelle erwähnt, Junge isoliert aufgezogen, jedoch wenigstens zum Teil mit lebenden Beutetieren gefüttert. Eine Prägung auf „originale“, natürliche Netzerschütterungen war deshalb nicht ausgeschlossen.

Die Untersuchung hätte vielmehr so vor sich zu gehen: Die Jungen müssen sicherheitshalber schon vor dem Schlüpfen aus dem Ei getrennt werden. Einem Teil der Zuchttiere wird das Futter bis zur Erlangung ihrer Geschlechtsreife nur in Form von Fließpapierstückchen gereicht, die mit Futterbrei getränkt sind und äußerst vorsichtig auf das Netz gelegt werden, wobei jedes Streifen und Zupfen mit der Pinzette am Netz zu vermeiden ist. Nach meinen bisherigen Zuchterfahrungen dürfte diese Ernährungsweise möglich und ausreichend sein. Sind die Tiere erwachsen, werden ihre Reaktionen zunächst auf sinusförmige Schwingungen und komplexe Netzerschütterungen mit Verwendung von Tonbandaufzeichnungen (als Reproduktionen), sodann auf den Lauf lebender Beutetiere geprüft und mit den diesbezüglichen Reaktionen erfahrener Wildfänge verglichen. Dem anderen Teil der Zuchttiere werden abgetötete, völlig bewegungslose Futtertiere stets nach Sendung desselben künstlich reproduzierten Käferlaufs, dessen Intensität dem Alter der Versuchstiere angepaßt sein muß, gereicht. Damit soll geprüft werden, ob das „Beuteschema“ auf die Reproduktion geprägt werden kann und inwieweit diese Prägung bei späterem Angebot lebender Beuteobjekte reversibel ist — eine

frage, die in der Verhaltensforschung gerade in letzter Zeit verschieden beurteilt wird (vgl. THORPE 1951).

Bei der Diskussion über den möglichen Erfahrungsanteil im Verhalten von *Coelotes* ist auch daran zu denken, daß gerade der Aufenthalt der Jungen im mütterlichen Netz eine Assoziationsbildung in bezug auf die Bedeutung verschiedenartiger Netzerschütterungen begünstigen könnte. Die Jungen würden dann bei ihrer Mutter auch gleichsam in die Schule gehen.

V. Analyse der Erschütterungsunterschiede

Wenn es auch nicht gelungen ist, die reaktionsauslösenden Komponenten von Netzerschütterungen auf Grund des Verhaltens der Versuchstiere selbst beweiskräftig zu analysieren, so konnte doch an Hand der erstellten Tonbandaufnahmen nach objektiv feststellbaren Erschütterungsunterschieden gesucht werden. Ob die gefundenen Differenzen für die Spinnen wirklich maßgebend sind, muß dahingestellt bleiben. Die Art der Unterschiede aber macht dies sehr wahrscheinlich. Eine Vergleichsmöglichkeit der Aufnahmen untereinander ist trotz der festgestellten Abweichungen vom Original deshalb gegeben, weil die methodischen Fehler alle Aufnahmen in annähernd gleicher Weise betreffen; außerdem ist es wahrscheinlich, daß die für das Ausbleiben der erwarteten Reaktionen verantwortlichen Veränderungen mehr im Wiedergabe- als in Aufnahmeteil lagen oder erst durch beide Wege diesen Grad von Unnatürlichkeit erhalten bzw. diesen Bedeutungswandel erfahren haben.

Um das Prinzipielle dieser Unterschiede herausstellen zu können, will ich zunächst zwei starke Gegensätze vor Augen führen: den Lauf eines Käfers und den der Netzeigentümerin. Ihre Erschütterungsunterschiede sind bei Wiedergabe der Geräuschaufnahmen über einen leistungsfähigen Lautsprecher viel leichter hörbar als im Oszillogramm sichtbar. Akustisch hört sich der Lauf vieler Kleintiere auf dem Netz, insbesondere der eines *Coelotes*-♀ selbst, wie fernes Donnergrollen an oder wie wenn ein Wagen über eine alte Holzbrücke mit Querbalken führe. Das ist der Allgemeinindruck. Bei genauerem Hinhören aber bemerkt man alsbald folgende Unterschiede: Die Netzeigentümerin erzeugt rasch an- und abschwellende Poltersalven, deren einzelnen Polterschritte sich nur undeutlich voneinander abheben. Der Gesamteindruck ist daher gebunden, mehr tollend als polternd. Nur gereizte ♀♀ bewegen ihre Beine ruckartiger, tampfender und poltern mehr. Ein Käfer hingegen poltert immer. Die dumpfen Schläge seiner akustisch wiedergegebenen Bewegungen auf dem Netz sind ungebunden, arhythmisch und weisen fortgesetzte, unregelmäßige und starke Intensitätsunterschiede auf. Als weiteres und besonderes Charakteristikum vernimmt man beim Käferlauf zwischen diesen Polterschlägen weit hellere und schwächere Zisch- oder Knister-

geräusche. Sie hören sich wie das Zerreißen von Seide an, was ja tatsächlich der Fall ist. Auch der nicht Eingehörte wird diese beiden Geräuschbilder, wenn er beim Abhören einmal auf ihre Besonderheiten aufmerksam gemacht worden ist, nicht mehr verwechseln und hinfür wenigstens die beiden Kategorien Spinnen allgemein und Hauptbeuteobjekte (Käfer oder Käferlarven) unterscheiden können. Schon akustisch gewinnt man also sogleich den deutlichen Eindruck, daß die Hauptunterschiede zwischen den Lauferschütterungen des *Coelotes*-♀ und eines Käfers darauf beruhen, daß letzterer neben stärkerer Intensität und häufigerem Intensitätswechsel nicht nur beträchtlich höhere, sondern auch anteilmäßig stärker hervortretende Frequenzen erzeugt. Um diesen akustischen Eindruck beständig zu finden, war eine Frequenzanalyse der Geräuschaufnahmen notwendig. Ich hoffte, diese an Hand von Oszillogrammen selbst durchführen zu können. In Ermangelung einer Filmkamera zum Oszillographen mußte ich mich zunächst mit einer Frequenzschreibung der Tonbandaufnahmen mit dem EEG-Gerät (Elektroenzephalograph) begnügen, die mit einer Papiërgeschwindigkeit von 10 cm/sec erfolgt ist. Damit konnte aber nur ein Frequenzumfang bis 400 Hz erfaßt werden. Außerdem arbeitete das Gerät nicht tragheitslos. Infolge von Anpassungsschwierigkeiten des Magnetophon-Ausganges an den EEG-Eingang mußten die Aufnahmen außerdem über den im Tonbandgerät eingebauten Lautsprecher akustisch wiedergegeben und mit Hilfe eines an das EEG-Gerät angeschlossenen Mikrophons übertragen werden. Durch dieses indirekte Verfahren der Frequenzschreibung dürften sich weitere Fehler eingeschlichen haben. Bei ihrer Auswertung sowie beim Mitlesen des optischen Bildes während einer akustischen Wiedergabe zeigte sich, daß die hohen Frequenzen, die ich von Anfang an zu hören glaubte, auf diesen Oszillogrammen nicht erfaßt sein konnten. Diese waren dann erst an Hand der von der BASF Ludwigs-hafen a. Rh. durchgeführten Frequenzanalyse von insgesamt 55 ausgewählten Tonbandaufnahmen nachzuweisen. Die Frequenzanalyse erfolgte nach brieflicher Mitteilung der BASF vom 8. August 1957 in folgender Weise:

„... Die am Ausgang des Tonbandgerätes anstehende Spannung wurde über einen Verstärker und ein umschaltbares Filter auf den Brüel und Kjaer Pegelschreiber gegeben. Der Verstärker hatte über den gesamten Hörbereich einen ausgeglichenen Frequenzgang... Die Verstärkung, die Filterdämpfung und die Einstellung des Pegelschreibers waren für alle Aufnahmen gleich, so daß die Ergebnisse direkt untereinander vergleichbar sind. Als Filter wurde ein umschaltbarer Hoch- und Tiefpaß der Fa. Wandel & Goltermann benutzt, und zwar wurde jede Aufnahme nacheinander in den Stellungen 0—∞ (ohne Frequenzbegrenzung mit Grunddämpfung der Filter): 35,5—45 Hz, 45—63 Hz, 63—90 Hz, 90—125 Hz, 125—180 Hz, 187—250 Hz, 250—355 Hz, 355—500 Hz, 500—710 Hz, 710—1000 Hz; 1—1,4 kHz, 1,4—2 kHz, 2—2,8 kHz, 2,8—4 kHz, 4—5,6 kHz registriert. Als Beispiel für den Dämpfungsverlauf der verwendeten Filter legen wir einen Frequenz-

gangstreifen bei, der unter den normalen Meßbedingungen bei der Einstellung 4—5,6 kHz aufgenommen wurde. Das im Pegelschreiber verwendete Potentiometer war für 75 dB ausgelegt, das bedeutet, daß 1 mm Ausschlag auf dem Wachspapierstreifen 1,5 dB entspricht. Die Papiergeschwindigkeit war 10 mm/sec. Der Anfang jeder Aufnahme ist auf den Streifen markiert. Es hat sich gezeigt, daß einzelne Aufnahmen ein sehr uneinheitliches Geräusch zeigen, so daß die Frequenzanalyse zweckmäßig an verschiedenen, charakteristischen Punkten vorgenommen wird. Hierzu ist die genaue Festlegung des Anfangs der einzelnen Aufnahmen notwendig, um die Analyse jeweils an entsprechenden Punkten des Diagramms vornehmen zu können . . .“

Von diesen Pegelschreiberdiagrammen können hier nur wenige wiedergegeben werden (Abb. 8), aus denen wiederum einzelne dazwischliegende Frequenzbereiche (35,5—45 Hz, 500—710 Hz, 1—1,4 kHz, 2—2,8 kHz), die keine nennenswerten Differenzen gegenüber den anschließenden aufweisen, zur Raumerparnis herausgenommen sind. Grundsätzlich ist dazu zu bemerken, daß nicht alle Aufnahmen hinsichtlich der Erschütterungsintensität direkt miteinander vergleichbar sind. Nur die Aufnahmen mit gleicher Kennziffer, die bei den Bildunterschriften in Klammern hinter der Tierart steht, sind unter annähernd gleichen Bedingungen gemacht.

Einerseits wurden die Netzerschütterungen teils am Netzstück des „Laufstalles“ (L) teils an natürlich angelegten großflächigen, freier schwingenden Netztapeten (N) in Käfigen abgetastet, weshalb der Dämpfungsgrad der Schwingungen verschieden war; andererseits kam es mir dabei nicht allein auf die Intensitätsunterschiede, sondern mindestens ebenso sehr auf die Qualitätsunterschiede an. Jene ließen sich an Hand weniger, unter gleichen Bedingungen hergestellter Aufnahmen unschwer feststellen; zur Erfassung von diesen aber war nicht nur eine größere Anzahl von Aufnahmen, sondern auch von vorneherein eine jeweils optimale Aussteuerung notwendig, die im Einzelfalle verschieden war, da bei geringer Intensität selbstverständlich stärker ausgesteuert werden mußte. Die absolute Intensität konnte ich an Hand der Aufnahmen nicht messen. Zur Festlegung des jeweiligen Aussteuerungsgrades habe ich am Potentiometer des Tonbandgerätes Kennziffern in der Anordnung eines Zifferblattes angebracht. Je höher die Zahl, desto stärker die Aussteuerung. L 10 bedeutet also Abtastung am Laufstall bei Stellung 10 des Potentiometers. In diesem Falle war die Aussteuerung etwas stärker als bei L 9. Aber auch Aufnahmen mit gleichen Kennziffern dürften kaum jemals unter ganz genau den gleichen Bedingungen gemacht worden sein; denn selbst bei dem kleinen Netzstück des Laufstalles war es von beträchtlichem Einfluß auf die Intensität, ob die Extremitäten des darüberlaufenden Tieres nur um wenige Millimeter näher oder entfernter vom Tontaster aufgesetzt wurden. Und dies ließ sich im Einzelfalle kaum verfolgen, geschweige denn korrigieren. — Bei der ersten Zacke eines jeden Pegelschreiberdiagramms, die sich in allen Frequenzbereichen an der gleichen Stelle befindet und deren Intensität mit zunehmender Frequenzhöhe von etwa 15 auf 7,5 dB abfällt, handelt es sich um die oben erwähnte Anfangsmarkierung jeder Aufnahme.

Vergleicht man die Pegelschreiberdiagramme der von einem ruhig laufenden *Coelotes*-♀ erzeugten Netzerschütterungen (Abb. 8b) mit denen eines Mehlkäfers (Abb. 8f) — beide Aufnahmen sind unter gleichen Bedingungen gemacht —, so findet man den akustischen Eindruck voll

bestätigt. Die Gesamtintensität ($0-\infty$) erreicht bei der Spinne nur mit einer Pegelspitze knapp 45 dB, beim Käfer hingegen wiederholt 50 dB. Zwischen 125 u. 180 Hz liegen die Pegelspitzen beider ziemlich gleich um 45 dB, im Bereich tieferer und höherer Frequenzen aber verursacht der Käfer eine beträchtlich stärkere Erschütterung. Während die Spinne z.B. bei 45 bis 63 Hz nur 35,5 dB erreicht, steigert sich hier die Intensität beim Käfer auf 40,5 dB. Im Bereich höherer Frequenzen erzeugt die Spinne schon bei 710 bis 1000 Hz nur noch einen Ausschlag bis 11,4 und drei bis 6 dB. Im gleichen Bereich liegt aber beim Käfer noch eine ganze Reihe von Pegelspitzen zwischen 15 und 27 dB. Ab 2,8 kHz finden sich bei der Spinne nur noch Andeutungen des Erschütterungspegels, dessen Spitzen 3 dB nicht mehr übersteigen; beim Käfer hingegen erreichen bei 2,8—4 kHz noch acht Spitzen innerhalb der Laufzeit von 10 sec ganz oder fast die Intensität von 15 dB und eine weitere fast 20 dB. Auch bei 4—5,6 kHz erreicht eine Reihe von Pegelspitzen noch 7,5—13,5 dB. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den am Laufstall abgetasteten Auf-

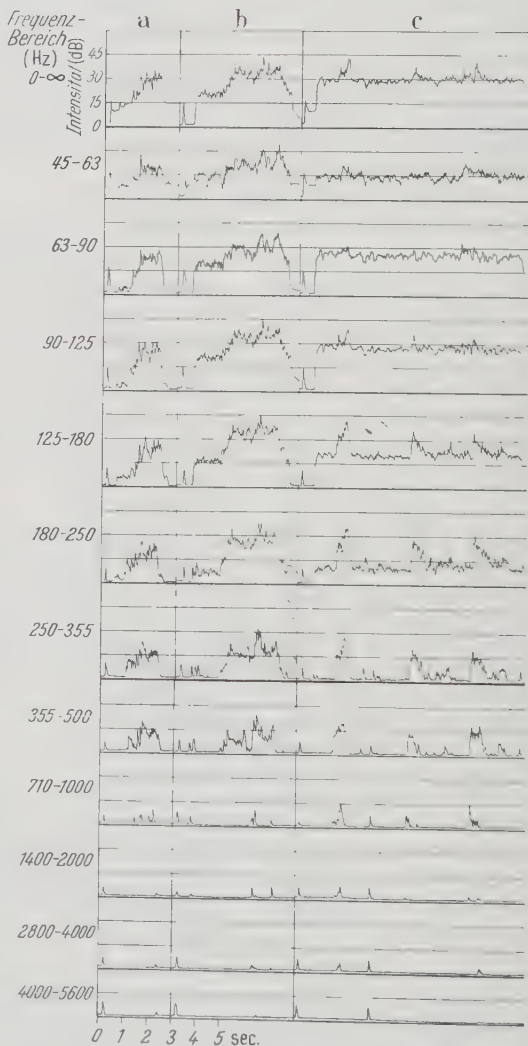


Abb. 8a-f. Frequenzanalyse von Netzerschütterungen. Gegenüberstellung der Pegelschreiberdiagramme ausgewählter Frequenzbereiche aus den Lauferschütterungen von Netzsassen (a-c) und Beutetieren (d-f). a *Coclo-*tes-♀, ruhiger Lauf (L 9). b Desgleichen (N 7). c Typischer Lauf eines *Coclo-*tes-Jungen in drei Etappen (N 7)

nahmen, nur ist hier die Intensität trotz stärkerer Aussteuerung geringer als bei den soeben besprochenen Aufnahmen am großflächigen,

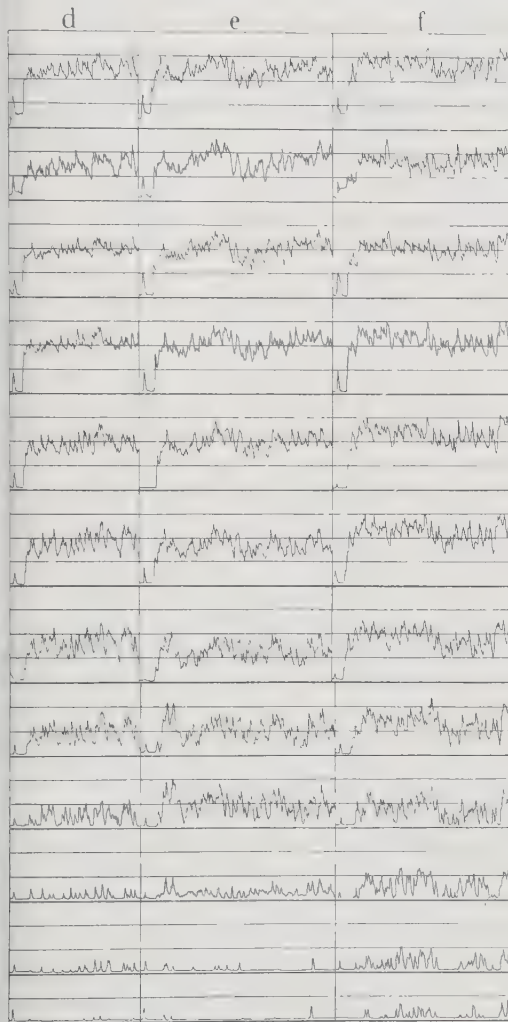


Abb. 8d—f. d Mehlwurm (N 6). e *Helops quisquilius* (Käfer) (L9). f *Tenebrio molitor* (Käfer) (N 7)

weniger stark dämpfenden Netztapetum. Von den L-Aufnahmen sind die Pegelschreiberdiagramme a (*Coelotes*-♀) und h (Schwarzkäfer) direkt miteinander vergleichbar. Die gleichen Unterschiede, wie sie die Lauferschütterungen eines Käfers gegenüber denen der Netzeigentümerin aufweisen, finden wir auch bei einer Käferlarve (Abb. 8d).

Diese Unterschiede lassen sich zwanglos daraus erklären, daß sich die Netzinsassen auf dem vertrauten Substrat reibungsärmer bewegen als Beutetiere. Letztere ecken mehr an. Für sie ist die Bewegung auf dem Netz nicht nur ungewohnt, sondern auch aus morphologischen und bewegungsphysiologischen Gründen sehr erschwert. *Helops* (Abb. 8e) z. B. hat am Tarsusende zwei kräftige Krallen und am distalen Ende der Tibia zwei kurze Sporne. Die Tarsalglieder sind gebürstet. Mit Spornen, Krallen

und Borsten streifen diese Käfer über das Gewebe, bleiben an Fäden hängen, reißen an ihnen oder zerreißen sie, bewegen sich schaukelnd oder kippen sogar um. Ihr häufigeres und stärkeres Anstoßen oder Reißen am Netz dürfte vor allem die Intensität der tieferen Erschütterungsfrequenzen erklären, die vermehrte Reibung den

Umfang und den Anteil der hohen. Aber auch unter den Käfern gibt es Unterschiede. Der Rüsselkäfer *Hylobius abietis* beispielsweise bewegt sich auf dem Netz um vieles gewandter und erschütterungsärmer als die Tenebrioniden und Carabiden.

Im Hinblick auf die Fragestellung interessieren nun insbesondere die Differenzen beim Lauf von Jungen und von Beutetieren. Hier treten die eben festgestellten Unterschiede noch deutlicher zutage. In erster Linie handelt es sich um erhebliche *Intensitätsunterschiede*,

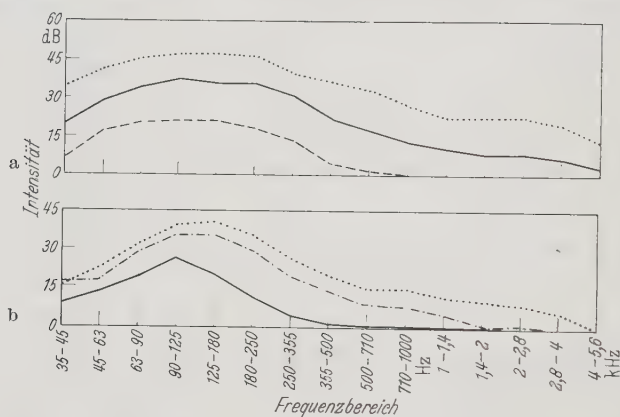


Abb. 9a u. b. Gegenüberstellung der Frequenzspektren verschiedenartiger Netzerschütterungen. a *Tenebrio molitor* (N 7). Punktirt: Pegelspitzen des gesamten Laufes; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe; gestrichelt: Tiefstwerte. b *Coelotes*-Junges (N 7). Etappenlauf. Punktirt: Pegelspitzen beim Start zur ersten Etappe; punktirt und gestrichelt: Spitzen beim Start zur zweiten Etappe; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf

die schon in Anbetracht der Größendifferenz, die beispielsweise zwischen Jungen und Käfern (Tenebrioniden) besteht, nicht überraschen. Das Pegelschreiberdiagramm c in Abb. 8, das die Aufnahme eines typischen Jungenlaufes wiedergibt, ist dem Käferlauf f derselben Abbildung direkt vergleichbar. Zur Veranschaulichung der Intensitätsunterschiede sind außerdem in Abb. 9 die Frequenzspektren der wichtigsten Pegelschreiberdiagramme in graphischer Darstellung einander gegenübergestellt. Von diesen Kurven entspricht a dem Diagramm f der Abb. 8 und b dem Diagramm c. Ein Vergleich beider Kurven läßt ersehen, daß schon die Minimalintensität des Käferlaufs (a, gestrichelte Kurve) der mittleren Pegelhöhe des ruhigen Weiterlaufes des Jungen (b, ausgezogen) annähernd gleichkommt. Die Pegelspitzen (punktirt Kurven) liegen beim Käferlauf im Frequenzbereich von 125—180 Hz zwar nur um 6 dB höher als beim Jungenlauf, übertreffen diesen aber im Bereich tieferer und vor allem höherer Frequenzen beträchtlich.

Die Bedeutung der Intensitätsunterschiede darf aber auch nicht überschätzt werden. Vieles spricht dafür, daß die Reaktionsunterschiede

einer Spinnenmutter gegenüber den von Jungen und Beutetieren her-rührenden Netzerschütterungen nicht allein auf einer bestimmten Amplitudenweite beruhen. Vor allem ist dabei zu bedenken, daß ein Käfer diese Erschütterungsintensität meist mehrere Zentimeter vom Lauerposten der Netzsassin entfernt erzeugt. Die Schwingungen werden, ehe sie die Tastorgane der Spinne erreichen, durch das Netz stark gedämpft. Wie auf S. 242 im einzelnen noch ausgeführt werden wird, beträgt die Dämpfung sinusförmiger Schwingungen von 100 Hz über eine Netzstrecke von 6 cm je nach der Netzdichte 75—82% der Ausgangsamplitude. Ein Junges hingegen verursacht eine nicht un-beträchtliche Erschütterungsintensität in unmittelbarer Nähe seiner Mutter. Durch die Ansammlung von Jungen kommt es außerdem nicht selten zu einer Summation von Netzerschütterungen. Von kleineren Beutetieren werden Ameisen schon auf wenige Zentimeter Entfernung angegriffen, obwohl sie bei langsamem Lauf keine stärkeren Erschüt-te-rungsamplituden erzeugen als die Jungen. Ebenso bedeutungsvoll wie die bloße Intensität im Sinne der jeweils weitesten Amplituden scheinen mir deshalb noch andere, nämlich *qualitative Komponenten dieser Netz-erschütterungen* zu sein. Sowohl das Unterscheidungsvermögen zwischen originaler Netzerschütterung und Reproduktion als auch das Phänomen der reizspezifischen Ermüdung gegenüber wiederholten Erschütterungs-reizen bestimmter Qualität, auf das ich noch eingehen werde, sind ein Beweis dafür, daß diese Spinnen in der Lage sind, qualitative Unter-schiede im Tastbild überhaupt wahrzunehmen. In engem Zusammen-hang mit qualitativen Merkmalen steht die eigenartige Laufweise der Jungen. Der typische Jungenlauf erfolgt in der Regel nicht zusammen-hängend, mit gleichmäßig fördernder Beinarbeit und gleichbleibender Geschwindigkeit, sondern in kurzstreckigen Etappen. Die Jungen holen bei Laufbeginn durch schnelle und kräftige Beinarbeit Schwung und lassen diesen in ruhigem Weiterlauf bei schwächer werdender Bein-bewegung gleichsam auslaufen, um dann erneuten Anlaufschwung zur zweiten Etappe zu holen. Manchmal bleiben sie zwischen zwei Etappen kurz stehen, meist aber setzen sie nach merklicher Geschwindigkeits-verlangsamung gegen Ende des „Auslaufs“ zu erneutem Schwung an, so daß die Etappen mehr oder minder nahtlos ineinander übergehen. Selbstverständlich lassen sich nur bei Zurücklegung längerer Strecken mehrere solcher Etappen zählen, während kurze Strecken eben schon nach einer zurückgelegt sind. Übrigens bewegen sich auch erwachsene *Coelotes*-♀♀ und sogar verwandte Arten (z. B. *Cicurina*, *Tegenaria*, *Hahnia*) in ähnlicher, allerdings nicht so ausgeprägter Weise. Durch diese Laufeigenart wird vermutlich ein Aufschaukeln der schwingenden Netzfläche vermieden. Abb. 8c gibt ein Pegelschreiberdiagramm eines Jungenlaufs über drei Etappen wieder. Das Tier hat in 8,5 sec eine

Strecke von etwa 4 cm zurückgelegt. Das Diagramm läßt ersehen, daß die weiteren Amplituden fast ausschließlich bei den Anläufen zu den drei Etappen erzeugt wurden. Der jeweils anschließende Weiterlauf ist im Vergleich zu den Bewegungen anderer Tiere auf dem Netz ausnehmend erschütterungsarm. Außerdem zeichnet sich die verstärkte Erschütterungsintensität der drei Anläufe erst ab 90 Hz deutlicher ab und macht sich ab 1,4 kHz nur noch schwach und abschnittsweise bemerkbar. In Abb. 9b sind die Frequenzspektren wichtiger Abschnitte dieses Etappenlaufes in graphischer Darstellung kombiniert. Die punktierte Kurve läßt die jeweils stärkste Intensität (Pegelspitze) über die verschiedenen Frequenzbereiche beim Anlauf zur ersten Etappe, die gestrichelt-punktierte die beim Anlauf zur zweiten Etappe und die ausgezogene die mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf verfolgen. Die stärkere Erschütterungsintensität beim Anlauf zur ersten Etappe ist darauf zurückzuführen, daß das Junge sich hier aus dem Sitzen in Bewegung gesetzt hat, während es vor dem Anlauf zur zweiten Etappe nicht ganz stehen geblieben war und noch einen geringen Bewegungsschwung hatte; zudem ist der Start zur ersten Etappe etwas betonter, ruckartiger erfolgt als es normalerweise der Fall sein wird, weil ich das Tier durch vorsichtiges Näherführen eines Azetontröpfchens zur Ortsveränderung veranlaßt habe, ohne aber dadurch einen hastigen Fluchtlauf auszulösen. Diese Abbildung führt ein sehr wichtiges und grundsätzliches Phänomen vor Augen: *sobald ein Junges zu schnellerer, hastigerer Bewegungsweise veranlaßt wird, erhöht sich die Erschütterungsintensität, und die Frequenzkurve greift weiter nach oben aus.* Steigerung der Intensität und Vergrößerung des Frequenzumfanges gehen Hand in Hand. Die Erzeugung und das Hervortreten hoher Frequenzen ist wahrscheinlich auch hier auf die vermehrte Reibung der Extremitäten auf dem Netz zurückzuführen, die ja vor allem beim Anlauf entsteht.

Das *Hinzutreten höherer Frequenzen* bei der Netzerschütterung ist der eine wesentliche Qualitätsunterschied. Beim Lauf der Hauptbeutetiere ist der Anteil hoher Frequenzen stets groß und kennzeichnend. Bei Jungen treten solche erst bei hastigen Bewegungen hinzu. In Verbindung mit einer allgemeinen Intensitätssteigerung und der Anhebung der tiefen Frequenzen entsteht dann die Reizart, welche die Spinnennutter zur Kontrolle des Jungen veranlaßt. Eine befriedigende Aufnahme der die Kontrollhandlung auslösenden Erschütterungen ist mir nicht gelungen. Abb. 10 soll einen gewissen Ersatz dafür bieten. Hier sind die Frequenzspektren bedeutsamer Abschnitte des Laufes einer jungen *Agelena labyrinthica*, also einer verwandten Art, übereinanderprojiziert. Die punktierte Kurve läßt das Intensitätsmaximum über die verschiedenen Frequenzbereiche beim Start verfolgen, die ausgezogene die mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf und die

gestrichelte die Intensitätsmaxima bei Tempobeschleunigung der Fremdspinne als Reaktion auf mein Antreiben. Auf die dabei erzeugten verstärkten Netzerschütterungen hin wurde sie von der Netzsinsassin verfolgt und gestellt, aber nach kurzer Betastung wieder laufen gelassen. Bei Anlauf und Tempobeschleunigung treten hier dieselben Veränderungen im Frequenzgang auf wie beim Lauf der Jungen, nur ist die Intensitätssteigerung in bestimmten Frequenzbereichen etwas größer. Wie die Abbildungen zeigen, machen sich die Qualitätsunterschiede selbstverständlich nicht nur im Bereich der hohen Frequenzen bemerkbar.

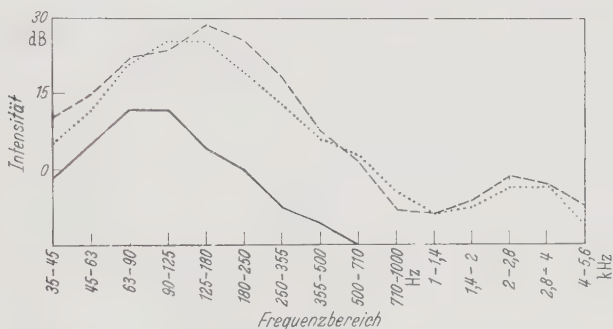


Abb. 10. Frequenzspektrum der von einer jungen *Agelena labyrinthica* auf *Coelotes*-Netz verursachten Netzerschütterung. Punktiert: Pegelspitzen beim Anlauf; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf; gestrichelt: Pegelspitzen bei Tempobeschleunigung durch Antreiben; daraufhin wurde die Fremdspinne von der Netzsinsassin gestellt

Auch die tiefen Frequenzen sind beim Lauf von Beutetieren oder bei schnellerer Bewegungsweise der Jungen angehoben. Sie werden jedoch auch beim ruhigen Lauf eines Jungen schon in den tiefsten Bereichen erzeugt, der Unterschied besteht hier nur in ihrer verschiedenen Intensität. Die hohen Frequenzen hingegen fehlen beim ruhigen Lauf der Jungen vollkommen, werden aber von Beutetieren stets erzeugt. Deshalb erscheinen mir diese für einen Qualitätsunterschied bedeutungsvoller. Der Anteil höherer Frequenzen im Tastbild kann selbstverständlich nur dann von Bedeutung sein, wenn die Spinnenmütter diese auch tatsächlich perzipieren können. Auf die Versuche, durch die sich erweisen ließ, daß Vibrationen bis 10 kHz von diesen Spinnen nicht nur wahrgenommen werden, sondern auf entsprechend kurze Entfernungen sogar noch einen Angriff auslösen, werde ich auf S. 447 noch eingehen.

Ein weiteres qualitatives Merkmal ist die *Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels*. Während des typischen Etappenlaufes eines Jungen (Abb. 8c) treten innerhalb von 8,5 sec nur drei vorübergehende, jeweils etwa $\frac{5}{10}$ sec dauernde Intensitätssteigerungen bei den Anläufen auf, die 2—2,5 sec auseinanderliegen. Bei Käfern und Käferlarven hingegen

läßt sich an Hand der Pegelschreiberdiagramme d—f in derselben Laufzeit die folgende Anzahl von sprunghaften Intensitätssteigerungen um wenigstens 10 dB feststellen:

Frequenzbereich	<i>Helops</i> (e)	<i>Tenebrio</i> (f)
125— 180 Hz	15	26
355— 500 Hz	20	23
500—1000 Hz	22	22

Davon sind jeweils ungefähr die Hälfte Intensitätssteigerungen um wenigstens 15 dB. Es ist anzunehmen, daß Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels den Grad der Reizwirkung einer Netzerschütterung bestimmen. Und da der normale Lauf eines Jungen nur wenige, in ziemlichem Zeitabstand sich wiederholende Intensitätssteigerungen aufweist, übt er wahrscheinlich von vornherein eine nur geringe Reizwirkung aus. Diese dürfte beim Kontrollverhalten eine Rolle spielen und wenigstens zum Teil erklären, warum sich die Spinnenmutter auch einem atypisch laufenden Jungen nicht wie bei einem scharfen Angriff nähert. Auch ihr tolerantes Verhalten gegenüber schleichenden oder in anderer Weise vorsichtig sich verhaltenden Fremdspinnen könnte im wesentlichen auf einem Mangel an Reizwirkung beruhen.

Auch die qualitativen Unterschiede drücken sich jedoch letztlich quantitativ aus, so daß sich wiederum die Frage erhebt, ob der Verhaltensunterschied der Spinnenmütter gegenüber Jungen und Beutetieren nicht doch bloß auf einer unterschiedlichen *Reizquantität* beruht, also auf der Summe der Komponenten Intensität, Intensitätswechsel, Frequenzumfang und Frequenzanteil. Auch Fremdspinnen von Jungengröße verursachen, wenn sie zum normalen Lauf auf dem Netz veranlaßt werden, ein größeres Reizquantum als die Jungen. In diesem Falle würde es sich also seitens der Mutter gar nicht um ein wirkliches Erkennen der Jungen an ihrer spezifischen Lauferschütterung handeln, das die Wahrnehmung bestimmter Tastqualitäten voraussetzt; sondern die Jungen würden einfach dadurch von Beutetieren abgegrenzt, daß sie das erforderliche Reizquantum nicht erreichen. Diese entscheidende Frage muß ich offenlassen; doch bin ich der Ansicht, daß alle bisher aufgezeigten Komponenten den Spinnenmüttern nicht die Merkmale bieten, die eine so sichere und vor allem so rasche Unterscheidung ermöglichen. Würde der Unterschied lediglich auf der Reizquantität beruhen, dann wäre nur ein recht grobes Unterscheidungsvermögen zu erwarten, dem öfter atypisch sich bewegende Junge zum Opfer fallen müßten, weil dann die Spinnenmutter bei Wahrnehmung eines bestimmten Reizquantums gar nicht erst kontrollieren, sondern gleich

zubeißen würde. Ich suchte deshalb in den Oszillogrammen lange nach weiteren qualitativen Merkmalen und vermutete diese in *rhythmischen Besonderheiten*. Schon die Intensitätswechsel könnten bei den einzelnen Tierarten — ihrer Bewegungsweise entsprechend — in einem bestimmten Rhythmus erfolgen. Aber diese sind meist zu unregelmäßig. Auch läßt sich den Aufnahmen von schneller laufenden Tieren weder oszillographisch noch akustisch mit Sicherheit entnehmen, ob es sich beispielsweise um einen dreißigbeinigen *Lithobius* oder um eine achtbeinige *Trochosa* handelt. Nur vereinzelt konnte ich feststellen, daß die Oszillogramme von Läufen verschiedener Individuen derselben Tierart einander gleichen; aber dazu lagen mir vielleicht zu wenige vergleichbare Oszillogramme vor. Beim Abhören der Aufnahmen war mir nun aufgefallen, daß insbesondere beim Lauf der Hauptbeutetiere hohe und tiefe Geräusche deutlich getrennt vernehmbar sind. Demnach können die hohen und tiefen Frequenzen nicht oder nicht immer gleichzeitig erzeugt werden. Da helle und dumpfe Geräusche kurz aufeinanderfolgen, gewinnt der Hörer die Vorstellung, als würde beispielsweise ein Käfer erst reißen, dann zerreißen oder erst streifen und dann tappen. Wahrscheinlich ist dies auch der Fall. Durch Kombination und Synchronisation verschiedener Frequenzbereiche aus den Pegelschreiberdiagrammen ließ sich diese Wahrnehmung dann als zutreffend erweisen. Die Synchronisation wurde dabei durch die bereits erwähnte Anfangsmarkierung jedes Diagrammes in allen Frequenzbereichen ermöglicht. Für die Auswertung und Darstellung dieses Phänomens projizierte ich in verschiedenfarbigen Kurven jeweils einen tiefen, mittleren und hohen Frequenzbereich übereinander. Der mittlere umfaßte bei allen Diagrammen 355—500 Hz; aus den tiefen und hohen Frequenzbereichen dagegen wählte ich solche Grenzbereiche aus, die bei den jeweiligen Läufen noch stärker hervortraten. Im tiefen waren dies entweder 45—63 oder 125—180 Hz, im hohen entweder 710—1000 Hz oder 1,4—2 oder 2—2,8 kHz. Auf eine Reproduktion dieser Kurven muß hier verzichtet werden, weil sie nur in verschiedenfarbiger Wiedergabe die erforderliche Übersicht bieten.

Beim ruhigen Etappenlauf eines Jungen fallen die Intensitätssteigerungen und Pegelspitzen des mittleren und hohen Frequenzbereiches ziemlich genau mit denen des tiefen zusammen. Ganz anders beim Käferlauf. Wohl deckt sich auch hier eine Reihe von Pegelspitzen der höheren Frequenzbereiche mit denen des tiefen; doch mindestens ebenso viele von ihnen liegen genau zwischen den Spitzen des tiefen oder weisen auf deren Intensitätsanstieg oder -abfall. Stellenweise sind alle drei Bereiche mehr oder minder gegeneinander verschoben. Hier interessiert nun vor allem, ob auch Fremdspinnen oder andere Tiere von Jungengröße derartige Unterschiede aufweisen; denn das Erstaun-

liche ist, daß diese von der Spinnenmutter oft schon nach wenigen Schritten „erkannt“ werden. Die Unterscheidungsmerkmale müßten sich deshalb schon oder gerade zu Beginn ihres Laufes bemerkbar machen. Vergleicht man nun den Laufbeginn von *Coelotes*-Jungen mit dem einer jungen *Agelena*, einer Ameise, eines *Cicurina*-♀, einer *Hahnia*, eines *Macrargus* oder einer jungen *Trochosa*, so läßt sich tatsächlich folgender grundsätzlicher Unterschied finden: Der ruhige Lauf eines Jungen beginnt mit einer Intensitätssteigerung im tiefen Frequenzbereich. Höhere Frequenzen treten erst um Sekundenbruchteile später hinzu. Mit zunehmender Laufgeschwindigkeit schiebt sich der Einsatz höherer Frequenzen weiter nach vorne an den Laufbeginn. Für erwachsene *Coelotes*-♀♀ trifft dies nicht regelmäßig zu. Bei ihnen ist auch der langsame Lauf reibungsstärker und erschütterungsreicher. Der Lauf netzfremder Tiere hingegen setzt gleich voll und akkordartig in allen drei Frequenzbereichen (oder wenigstens im tiefen und mittleren) ein. Mitunter werden die mittleren Frequenzen kurz vor den tiefen erzeugt oder die Pegelspitzen der hohen, mittleren und tiefen Frequenzen folgen einander in ganz kurzem Zeitabstand, also gerade umgekehrt wie beim Jungenlauf. Für das Auge erscheinen diese Differenzen freilich gering, das Ohr vermag sie aber deutlich zu trennen, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß sie auch der Tastsinn der Spinnen wahrnehmen kann. Diesen grundsätzlichen Unterschied fand ich mehr oder minder deutlich in allen Pegelschreiberdiagrammen; doch reicht die Zahl der Diagramme pro Tiergruppe für eine statistische Sicherung dieses Befundes nicht aus. In dem Einsatz und Wechsel verschieden hoher Frequenzen sehe ich eine wesentliche Unterscheidungsmöglichkeit gegeben. Ob die Spinnen sich wirklich danach richten, muß noch dahingestellt bleiben. Auch in diesem Phänomen des gleichzeitigen oder sukzessiven Einsatzes verschiedener Frequenzbereiche ist kein ausschließlich qualitatives Merkmal im Sinne einer besonderen Betonung und Rhythmik des Erschütterungsverlaufes gegeben. Es könnte auf die Spinnen wiederum nur quantitativ wirken.

Die bisherigen Befunde ließen also nur aus dem überraschend guten Unterscheidungsvermögen dieser Spinnen zwischen originaler Netzerschütterung und deren Reproduktion ein Ansprechen auf qualitative Merkmale folgern; dagegen ist ungewiß geblieben, ob auch ihre Reaktionsunterschiede gegenüber den Lauferschütterungen von Jungen und Beutetieren auf Qualitätsunterschieden beruhen. Da diese spezielle Frage auf direktem Wege nicht lösbar war, suchte ich auf andere Weise und ganz allgemein sichere Anhaltspunkte für die Bedeutung der Reizqualität zu gewinnen. So drängte sich in erster Linie die Frage auf, ob diese Spinnen im Dressurversuch qualitativ verschiedene Netzerschütterungen unterscheiden lernen. Ein Dressurerfolg wäre der überzeugendste

Beweis für das Unterscheidungsvermögen und zugleich für die Merkfähigkeit dieser Tiere.

Auch mit der Annahme, zu der ich neige, daß die Spinnenmütter ihre Jungen auf Grund bestimmter qualitativer Laufmerkmale unterscheiden können bzw. lernen, ist unsere Hauptfrage keineswegs erschöpfend beantwortet; denn die Eigenart des Einzellaufes ändert und verwischt sich um so stärker, je mehr Junge sich gleichzeitig bewegen, und zwischen dem Lauf einzelner Junger bis zu dem vielbeinigen Gekrabbel und Gestrampel der ganzen um die Beute versammelten Brut gibt es viele Stufen der Schwingungsüberlagerung, so daß eine Spinnenmutter gezwungen ist, sich in irgendeiner Weise den veränderlichen Reizqualitäten zu „adaptieren“. Außerdem wechselt der Ort einer derartigen Summation von Erschütterungsreizen. Einmal bewegen sich die Jungen in der Kindeistube, dann versammeln sie sich in der Wohnröhre um die Beute, und der Ablageort der Beute wechselt von Fall zu Fall. Aus früher mitgeteilten Beobachtungen ging bereits hervor, daß diese Spinnen eine Art Merkfähigkeit für die Richtung, aus der bestimmte Erschütterungsreize kommen, besitzen. Es war deshalb auch zu prüfen, ob die ♀♀ Reaktionsunterschiede gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung feststellen lassen. Und schließlich ist es biologisch notwendig, daß eine Spinnenmutter über die fortgesetzten Netzerschütterungen, die von den Jungen in ihrer unmittelbaren Nähe verursacht werden, hinaus noch entfernte Bewegungen von Beutetieren oder Feinden wahrnehmen, d. h. aus dem allgemeinen Erschütterungspegel „heraustasten“ kann. Der Prüfung solcher Fähigkeiten galten die in den folgenden drei Abschnitten mitgeteilten Versuche.

VI. Frequenzdressur

Die Wahl der zur Dressur verwendeten Netzerschütterungen fiel aus verschiedenen Überlegungen auf die reinen, sinusförmigen Schwingungen. Diese sind, dem Tongenerator entnommen, qualitativ und quantitativ genau bestimmbar und lassen sich jederzeit und beliebig lange erzeugen. Außerdem können sie, da sie in dieser einfachen Form in freier Natur praktisch nicht vorkommen, mit Erfahrung nicht assoziiert sein. Sie bedeuten also für die Spinne eine neuartige Form von Netzerschütterungen und erscheinen deshalb zur Prüfung ihres Lernvermögens besonders geeignet.

Dressurmethode. Ich habe die ziemlich weit auseinanderliegenden Frequenzen 80 und 275 Hz gewählt, von denen die tiefere, weil sie den im Schwingungsbereich der Hauptbeutetiere vorherrschenden Frequenzen näher liegen dürfte, adressiert, die höhere *andressiert* werden sollte. Beide wurden dem Tongenerator entnommen, verstärkt und in der auf S. 401 beschriebenen Weise über den Lautsprecher mit der Vibrationsnadel ins Netz geschickt. Dabei habe ich den Lautsprecher meist

in der Hand gehalten und die Nadel an verschiedenen Punkten ans Netz gehalten, um eine Dressur auf einen bestimmten Reizort auszuschließen. Die Initialamplitude betrug bei beiden Frequenzen 0,35 mm. Zur Erreichung dieser Amplitude war für beide Frequenzen eine unterschiedliche Aussteuerung des Verstärkers notwendig. Diese wurde durch mikroskopische Messung des Nadelausschlages bestimmt, zur Vereinfachung der Bedienung durch Kennzeichnung der Potentiometerstellung festgelegt und alle paar Stunden nachkontrolliert. Bei positiver Reaktion auf 80 Hz erhielten die Versuchstiere durch kurzes heftiges Anblasen mit trockener Luft aus einer längeren Glaspipette mit großem Gummiball einen höchst wirksamen Strafreiz, während die gewünschten positiven Reaktionen auf 275 Hz durch schnelles Vorhalten eines sehr kleinen, an langer Nadel aufgespießten Beutestückes dicht vor die Vibrationsnadel belohnt wurde. Die Belohnung erfolgte erst im letzten Moment der Annäherung des Versuchstieres bei gleichzeitiger Wegnahme der Vibrationsnadel, um keine Möglichkeit zu etwaiger optischer Assoziation zu lassen. Die Plumpheit dieses Verfahrens mußte durch manuelle Geschicklichkeit ausgeglichen werden, und in einzelnen Fällen konnte nicht verhindert werden, daß die heranstürzende Spinne die Vibrationsnadel noch erfaßte oder wenigstens tastete, wodurch eine Beeinträchtigung des Dressurerfolges möglich war. An eine Befestigung des Beutestückes an der Vibrationsnadel konnte nicht gedacht werden, weil dieses entweder durch die Vibration weggeschleudert worden wäre oder weil das Tier beim Ergreifen des vibrierenden Stückes erschreckt worden wäre. Bei rechtzeitiger Abschaltung der Vibration aber hätte es den Draht tasten können. Andererseits konnte die Beute auch nicht auf das Netz gelegt und mit der Nadel in Schwingungen versetzt werden, weil die Reibung dieses Körpers auf dem Netz zusätzliche Schwingungen erzeugt und die Reizqualität verändert hätte.

Diese Versuche sind mißlungen. Vereinzelt konnten zwar Erfolge gebucht werden, die sich aber bei weiteren Bemühungen sehr bald als Scheinerfolge ausgewiesen haben. Falls dabei überhaupt eine Merkfähigkeit und nicht, wie es scheint, der reine Zufall im Spiele war, erwies sich diese gegenüber sinusförmigen Schwingungen als äußerst kurz. Die Möglichkeit eines solchen Dressurerfolges ist aber nicht ausgeschlossen; denn diese Versuche habe ich nur an fünf ♀♀ während eines Zeitraumes von 2 Wochen durchgeführt; außerdem währte die Andressur auf die positive Frequenz jeweils nur einige Stunden, höchstens einen halben Tag, und könnte deshalb zu kurz gewesen sein. Trotzdem halte ich einwandfreie Dressurerfolge dieser Art für sehr unwahrscheinlich, denn die Tasteindrücke von zwei einfachen sinusförmigen Schwingungen, die sich lediglich in der Frequenz, aber kaum im Schwingungsverlauf unterscheiden, sind wohl zu merkmalsarm, als daß die Spinnen eine unterschiedliche Bedeutung zu assoziieren lernten. Hingegen dürfte gegenüber komplexen Netzschwingungen eine weit günstigere Lerndisposition vorliegen; denn einmal spielen im Leben dieser Spinnen nur solche eine Rolle, und zum zweiten verbinden sich hier Frequenzüberlagerungen, Rhythmik und die mehr oder minder steilen Intensitätswechsel in charakteristischer Weise und machen diese Erschütterungen merkmalsreich. Ich konnte wiederholt beobachten, daß *Coelotes*-♀♂ nach negativen Erfahrungen mit wehrhaften Käfern

tagelang auf die Reizkategorie „Käferlauf“ negativ reagierten, andersartige Beutetiere dagegen weiterhin angriffen. Dressurversuchen auf komplexe Erschütterungsreize, beispielsweise auf den Lauf von Käfern und deren Larven oder Käfern verschiedener Familien, dürfte also ein gewisser Erfolg in Aussicht gestellt werden können. Solche habe ich aber gar nicht versucht, weil ein *exakter* Beweis für ein derartiges Lernvermögen wegen der Schwierigkeiten einer gleichmäßigen Dosierung solcher Reize und der Unberechenbarkeit lebender Reizquellen von vornherein unmöglich erscheint. Wohl wird dabei das Beuteobjekt mit der geringeren Reizwirkung abzudressieren, aber bei der Dressurumkehr nicht wieder anzudressieren sein. Im Rahmen dieser Dressurversuche wurde die Aufmerksamkeit bald auf sehr interessante Erscheinungen der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Erschütterungsreizen verschiedener Qualität und Richtung gelenkt, die im folgenden Abschnitt mitgeteilt werden. Methodisch habe ich diese Reaktionen durch Erweiterung der genannten einfachen Dressurmethode mit zusätzlichen komplexen Erschütterungsreizen untersucht.

VII. Das Problem der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung

Auf mehrfach wiederholte Erschütterungsreize irgendwelcher Art, die an beliebigen Netzpunkten erzeugt werden, reagiert *Coelotes* nicht — wie im einfachsten Falle anzunehmen wäre — mit zunehmender Schwellenerhöhung, die schließlich bald zur völligen Reaktionslosigkeit gegenüber Netzerschütterungen jeder Art und allerorts führt, sondern zeigt eine solche Schwellenerhöhung nur vorübergehend gegenüber einer bestimmten Reizqualität aus bestimmter Richtung, während die Eintrittsschwelle für denselben Reiz aus anderer Richtung oder einen andersartigen Reiz aus der gleichen Richtung unverändert niedrig bleibt.

Im günstigsten Falle hoher und anhaltender Handelsbereitschaft eines Versuchstieres sind folgende Reaktionen zu erwarten: Als ersten Reiz einer Versuchsserie schicke ich an irgendeinem Punkt der gedachten Linie (= Richtung) a (vgl. Abb. 11) beispielsweise die Vibration von 80 Hz mit bestimmter Amplitude in ein Netz. Die Spinne greift mit höchster Reaktionsbereitschaft an, macht aber eine negative Erfahrung mit diesem Reiz, weil sie entweder durch Anblasen einen Strafreiz erhält oder weil sie infolge rechtzeitiger Wegnahme der Reizquelle umsonst herangelaufen ist. Dasselbe läßt sich, vor allem zu Beginn solcher Versuche, mehrmals wiederholen. Dann reagiert das Versuchstier auf diese Reizqualität nicht mehr. Man denkt zunächst an eine Ermüdung der Fanghandlung und wird in dieser Annahme bestärkt durch die Feststellung, daß eine positive Reaktion nach einer *Erholungsphase* auch mit demselben Reiz wieder auslösbar ist, um aber dann

— in ganz bekannter Weise — um so schneller, meist schon nach dem ersten Versuch, ganz auszubleiben. Läßt man dem Tier aber keine Erholungspause, sondern setzt gleich nach Ausbleiben einer Reaktion (im folgenden kurz „Reaktionssperre“ genannt) auf die Vibration von 80 Hz am gleichen Ort einen andersartigen Reiz, beispielsweise eine Vibration mit gleicher Amplitude, aber höherer Frequenz, oder zupft man einfach mit der Nadel am Netz, dann läßt sich die Fanghandlung wieder einige Male auslösen, bis das Versuchstier auch auf diese zweite

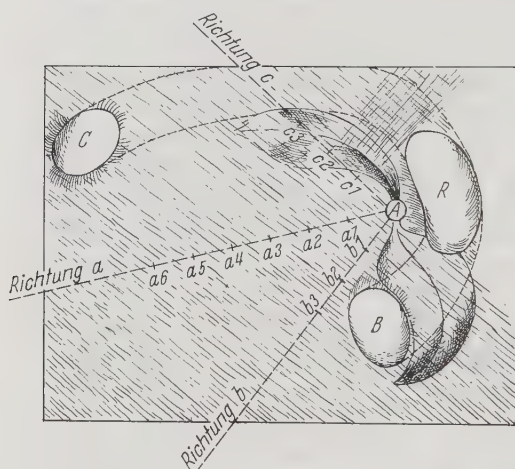


Abb. 11. Lageskizze der Netzpunkte zu dem auf S. 428 beschriebenen Versuch

Reizqualität nicht mehr anspricht; doch kann ein dritter oder vierter Reiz von veränderter und für die Spinne im Augenblick neuartiger Qualität weitere Reaktionen auslösen. Schließlich sperrt das Tier gegenüber allen Reizen aus Richtung a. Setzt man aber den zuletzt gegebenen und negativ beantworteten Reiz nun in Richtung b oder c, so kommt es meist sofort wieder heran. In der neuen Richtung läßt sich wieder eine mehrmalige Beantwortung dieser Reizserie errei-

chen, unter Umständen auch in der dritten Richtung; aber dann sperrt das Tier gegenüber allen bisher gebotenen Reizen (Vibrationen und Nadelzupfen) in jeder Richtung. Gibt man nun einen lebenden Käfer aufs Netz und bietet damit eine ganz neuartige Reizkategorie, erlangt die Spinne sofort oder wenigstens nach kurzem Zögern wieder ihre volle Handelsbereitschaft. Vorher ist sie immer leer ausgegangen. Auch jetzt wird ihr der Käfer sofort weggenommen; aber sie hat die Beute kurz betastet, und dadurch ist ihr „Interesse“ wenigstens nach dieser, oft aber auch nach jeder Richtung wieder „geweckt“. Nun werden auch Vibrationen und Nadelzupfen wieder eine Weile positiv beantwortet, zuerst in dieser, dann in einer anderen Richtung. Ermüdet die Reaktion auf wiederholtes Nadelzupfen in verschiedener Richtung zusehends, und belohnt man das Tier bei der voraussichtlich letzten, sehr zögernden und etappenweisen Annäherung durch Verabreichung eines kleinen Beutestückes, dann hebt man sofort das „Interesse“ an dieser Reizkategorie und erzielt auf Nadelzupfen wieder weitere und viel spontanere Reaktionen, obwohl anzunehmen wäre, daß nach Ergreifen des Beutestückes die Fang-

handlung gehemmt sein würde. Bei anderen Spinnenarten, z. B. *Phoneutria fera*, wäre sie das auch.

Nach den erneut auslösbaren Reaktionen zu schließen, perzipiert *Coelotes* Nadelzupfen in verschiedener Zupfrichtung als verschiedenartige Reize. Gewöhnlich wird man beim Zupfen die Nadel *von der Spinne weg* leicht über die Oberfläche des Netzes führen. Ist die Reaktion darauf ermüdet, spricht das Tier dann jedoch wieder auf *kreisende* Bewegung der mit ihrer Spitze in das Netztapetum eingesteckten Nadel an, wobei der Durchmesser dieses Kreises kleinste Dimensionen haben kann (Nadelkreisen). Und schließlich wirkt Zupfen in Richtung zur Spinne hin auf besondere Weise reaktionsauslösend, aber nur auf ganz kurze Entfernung. Davon wird unten noch die Rede sein. Es ist auch nicht gleichgültig, ob mit stumpfer oder spitzer Nadel gezupft wird. Jede erzeugt ein anderes Frequenzbild, und bei der Spitznadel ist der Anteil höherer Frequenzen betont.

Bei diesen Versuchen zeigt sich auch, daß gleichartige Erschütterungsreize im Wohnungs- und Fangbereich des Netzes eine verschieden starke und anhaltende Auslösewirkung erzielen. Reagiert ein Versuchstier nicht mehr auf eine bestimmte Reizqualität, die an beliebiger Stelle des *Fangbereiches* erzeugt wird, so spricht sie doch stets und anhaltend noch an, wenn sich dieselbe im *Wohnungsbereich* (Verteidigungsbereich) bemerkbar macht. Reizen im Bereich der Wohnröhre begegnet sie stets mit lange anhaltender Aufmerksamkeit. Der Grund hierfür ist in der Verteidigungsbereitschaft zu sehen, die weit weniger schnell ermüdet als die Bereitschaft zum Beutefang. Interessant ist nun vor allem, wie durch „Herausforderung“ der Verteidigungsbereitschaft auch die Bereitschaft zur Fanghandlung erneut „aktiviert“ wird. Ein im Fangbereich nicht mehr beantworteter Reiz löst im Wohnungsbereich sofortige Reaktion aus und wird anschließend auch im Fangbereich wieder beantwortet. Hier wird dann nicht nur dieser, sondern öfters auch ein ganz andersartiger Reiz, auf den das Tier vorher ebenfalls nicht mehr angesprochen hat, wieder positiv beantwortet. Doch muß in der Regel derselbe Reiz, der in den Verteidigungsbereich vorgebracht war, auch als erster wieder im Fangbereich erscheinen und dorthin „überleiten“, ehe in diesem auch andersartige Reize beantwortet werden.

Bei diesen Versuchen war allerdings die Wirkung der Reizqualität von der der Intensität nicht immer scharf abzugrenzen, da die komplexen Erschütterungsreize nicht alle reproduziert und deshalb nicht genau dosiert werden konnten. Bei vielen Reizfolgen schien es deshalb so, als hätte die anhaltende Reaktionsbereitschaft der Versuchstiere lediglich auf einer zufälligen Steigerung der Reizintensität beruht, und zweifellos hat eine solche oft den Ausschlag gegeben; doch bewiesen viele Fälle, wo nach Ausbleiben einer Reaktion auf wiederholte starke

Erschütterungsreize viel intensitätsschwächere beantwortet wurden, die Bedeutung der Qualitätsveränderung, auf die ich hier aus Gründen der Vereinfachung und Übersichtlichkeit allein eingehen will. Derartig anhaltende Reaktionen lassen sich natürlich nur bei Versuchstieren mit hohem Aktualspiegel erreichen. Ist dieser niedriger, tritt nicht nur eine baldige Reaktionssperre gegenüber bestimmten Einzelreizen, sondern auch gegenüber ganzen Reizkategorien (Nadelzupfen jeder Art; Vibrationen verschiedener Frequenz usw.) ein, oder die Reize werden nur noch im Verteidigungsbereich, aber nicht mehr anschließend auch im Fangbereich beantwortet. Die Qualitätsunterschiede zwischen den Reizen müssen dann größer sein, und oft muß mit der Richtung gleichzeitig auch die Reizart gewechselt werden. Aus den Protokollen zu dieser Versuchsserie ist hier eines ausgewählt und vollständig wiedergegeben, da es einen großen Teil der hier besprochenen Reaktionen enthält.

Versuche mit ♀ Nr. 61 vom 10.—12. 4. 57 (Daten des ♀: Fang 21. 3. 57; erste Eiablage: 31. 3.; zweite Eiablage: 20. 4.; Schlüpfen der Jungen des Erstgeleges: 22. 4.).

Abb. 11 gibt eine *Lageskizze der Netzpunkte*. Die hufeisenförmige Wohnröhre hatte neben den normalen Öffnungen B und C eine längsovale Öffnung des Röhrendaches über R. Mit R ist nicht die Öffnung, sondern der Röhrenboden an dieser Stelle gemeint, der der Spinne in der Regel als Lauerposten diente. Der Röhrenabschnitt A—R war unter ein umgebogenes Tradeskantienblatt gebaut. Den größten Teil der Wohnröhre überdeckte ein planes Tapetum, das rechts von A hangartig in die Röhrenwand überging. Dieser „Hang“ grenzte den höher gelegenen Fangbereich (das Tapetum) von dem tiefer gelegenen Verteidigungsbereich (Wohnröhre) scharf ab. Als erste Reaktion bestieg ihn die Spinne oftmals und saß dann auf Punkt A.

Erklärung der Abkürzungen. VN Vibrationsnadel, Vt Versuchstier (damit ist immer das *Coelotes*-♀ gemeint), o. R. ohne Reaktion; 80 Hz in a 6: Ich sende sinusförmige Schwingungen mit der Frequenz von 80 Hz in Punkt a 6 in das Netz, wobei ich die VN nicht einhakte, sondern nur leicht an das Netz hielt. Die Amplituden der Vibrationen mit den Frequenzen 80 und 275 Hz betrugen je 0,35 mm. NZ Nadelzupfen (v in Richtung vom Vt weg, z zum Vt hin, o in kreisender Bewegung).

16⁴³ Uhr. Vt sitzt auf R. Halte Mehlkäfer an Elytren so, daß seine Beine bei a₆ ins Netz treten; Vt greift sehr zögernd und etappenweise an; mehrere kurze Bißversuche, geht zurück auf R. Setze Käfer frei auf a₆: sofortiger zügiger Angriff, an der Beute ist Vt aber vorsichtig, nur kurze Bisse. Käfer läuft weiter, Verfolgung fast bis C, dann ein kurzer und sofort anschließender langer Biß. Nehme ihm den Käfer weg. Vt steht nahe a₆. Setze *Myrmica* auf a₄: blitzschneller Angriff, Vt beißt aber etwa zehnmal daneben und dreht sich dabei dreimal im Kreise, ehe es Ameise am Kopf gefaßt hat. Trägt sie auf R.

16⁵⁶ Uhr. (Vt kaut noch an der Ameise). 80 Hz in a₃: stellt Kauen ein. Verändere mehrfach die Vibration durch Berührung (Bremsung) der VN mit dem Finger: Vt läßt Beute plötzlich fallen, stürzt mit großer Wucht heran, ich entferne VN bis a₆, Vt verfolgt sie, trotzdem ich es wiederholt heftig anblase, beißt sich in ihr fest und läßt sie etwa 15 sec lang nicht los. Steigt dann langsam auf R ab. Wiederhole 80 Hz in a₄: o. R.

17¹¹ Uhr. Setze *Myrmica* auf a_1 : sofortige Zuwendung. Ameise läuft auf a_2 : Blitzangriff, sicherer Biß. Eintragen der Beute um 17¹² Uhr.

17¹³ Uhr. 80 Hz in a_4 : läßt Beute fallen. Trotz mehrfacher Bremsung der VN: ohne weitere R. Wiederhole 80 Hz nach 2 min: o. R. Pause von 30 min.

17⁴⁵ Uhr. Beginne wieder mit 80 Hz in a_4 : Vt reagiert erst auf Bremsung der VN, dann aber sehr heftig, hängt sich wieder an VN und will sie trotz Anblasens und Blitzlicht nicht loslassen. Schlage das Vt mit Pipettenspitze leicht: es geht zuerst nur ein Stück zur Seite, dann auf R.

17⁵⁰ Uhr. 80 Hz in a_4 : o. R. Einmaliges NZv in a_4 : geht sofort auf A. 80 Hz in a_4 : greift sofort an, erhält vor Erreichung der VN Strafreiz durch Anblasen: wendet sich nur ab und greift dann nochmals an, wird wieder angeblasen und geht daraufhin auf R.

18⁰⁰ Uhr. NZv in a_4 : Vt steigt sofort auf A. 80 Hz in a_6 : nach kurzem Zögern Angriff. Auf Anblasen hin springt es zurück auf R.

18⁰⁵ Uhr. NZv in a_4 : kommt sofort wieder auf A. 80 Hz in a_6 : sehr zögernde, etappenweise Annäherung, flieht auf Anblasen hin eiligst in Wohnröhre. Lasse VN noch 2 min am Netz weitervibrieren.

18⁰⁸ Uhr. NZv in a_4 gleich nach Abschaltung der Vibration: kommt nach kurzem Zögern auf A. Wiederholung NZv: nähert sich bis auf $1\frac{1}{2}$ cm, bleibt stehen. Sogleich 80 Hz in a_6 : o. R. VN langsam bis a_5 genähert: flieht.

18¹⁴ Uhr. NZv in a_4 : o. R. Dasselbe in a_2 : o. R. Gleich anschließend NZv in b_2 : kommt sofort heran. 80 Hz in a_2 : macht in diese Richtung Abwehrbewegungen mit den Vorderbeinen, indem diese leicht und steil in die Luft schlagen, und wendet sich wieder der Richtung b zu. 80 Hz in c_1 : flieht auf R. NZv in a_2 : kommt sofort auf A. 80 Hz in a_4 : flieht.

18²⁰ Uhr. NZv in b_1 , a_1 und c_1 : o. R. Nun NZv in a_2 : Vt kommt auf A. 275 Hz in a_3 : o. R. Nähere NV bis a_2 : o. R. (bleibt auf A sitzen). Erst bei Annäherung bis auf $1\frac{1}{2}$ cm: blitzschneller Angriff und Erfassen eines vorgehaltenen Stückchens Fettkörper aus einer Mehlkäferpuppe, mit dem es gleich auf R absteigt.

18³³ Uhr. NZv in a_2 : obwohl Vt noch kleinen Nahrungstropfen zwischen den Cheliceren hält, kommt es so schnell herbei, daß es VN noch tastet, ehe ich sie wegziehen kann; bleibt bei A sitzen; 275 Hz in a_4 : springt ohne Zögern heran und ergreift das vorgehaltene Beutestück. Obwohl sich VN ohne Verzögerung vom Netz lösen und zurücknehmen läßt, geht Vt mit erhobenen Vorderbeinen weiter bis a_5 , dann — links und rechts suchend — mit der Beute über a_6 hinaus, als hätte es gemerkt, daß Beute und Vibrationsort nicht übereingestimmt haben, und begibt sich dann durch C nach R.

18⁴⁰ Uhr. Während Vt die Beute noch einspeichelt: NZv in a_2 : o. R., in b_1 : o. R. NZv am Boden der Wohnröhre, 2 cm hinter Vt: Zuwendung; NZv in a_1 : o. R.; NZo (!) in a_1 : Intentionstruppeln; NZo am Boden der Wohnröhre (wie oben): läßt Beute fallen, bleibt aber stehen. NZo in d_1 : steigt sofort auf A. 80 Hz in a_6 : nach kurzem Zögern heftiger Angriff, Strafreiz durch Anblasen: flieht schleunigst bis b_1 . Wiederhole 80 Hz in a_6 : geht langsam zurück auf R, nimmt dort tote Ameise auf.

18⁴⁵ Uhr. NZv in a_1 : o. R.; NZo in a_1 : o. R. NZo in b_2 : kommt dorthin; 275 Hz in d_6 : sofortiger Angriff, nimmt Beutestück und geht zurück auf R.

18⁵⁰ Uhr. NZv in a_2 : läßt Beute fallen und kommt; 80 Hz in a_6 : wendet sich ab.

Fortsetzung am 11. 4. 10³⁵ Uhr. 80 Hz in a_6 : o. R.; NZv in a_6 : o. R.; NZv in a_2 : steigt auf A; 80 Hz in a_6 : Angriff, Strafreiz; flieht auf R.

10³⁸ Uhr. 80 Hz in a_6 : o. R.; NZv in a_1 : o. R.; NZo (!) in a_1 : steigt auf A; 80 Hz in a_6 : geht zurück auf R.

10⁴² Uhr. NZv in a₂: geht auf A; 275 Hz in a₆: geht zurück.

10⁴⁵ Uhr. NZv und NZo in a₁: o. R. NZz (!): begibt sich auf A; 275 Hz in a₆: geht zurück.

10⁴⁸ Uhr. Wiederholung derselben Reizfolge mit dem gleichen Ergebnis.

10⁵⁵ Uhr. 80 und 275 Hz sowie alle Arten von NZ in a₁: o. R.; NZz am Röhrenboden 1 cm hinter Vt: Zuwendung.

11⁰⁰ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort auf A; 275 Hz, NZz und NZo in a₆: o. R.; NZv: geht zurück auf R.

11⁰⁷ Uhr. Verschiedenartiges NZ in a₁: o. R.; 80 und 275 Hz in a₁: o. R.

11¹⁰ Uhr. NZv in b₃: kommt sofort; 80 Hz in a₆: o. R., bleibt auf b₃ stehen; setze vorsichtig eine *Myrmica* auf a₆: greift augenblicklich an, faßt sie und eilt mit ihr nach R zurück.

11¹⁵ Uhr. 80 Hz in a₄: wirft die Ameise weg und greift an, tastet noch die VN, geht zurück und nimmt die Ameise wieder auf. Lasse Vt die Beute verzehren.

12⁰⁰ Uhr. Vt hat soeben den Beuterest weggeworfen. NZv in a₆: o. R.; halte eine vibrierende Stubenfliege an den Beinen so über das Netz, daß ihre Flügel auf a₆ schlagen: o. R.; NZv in a₆: zögernde Annäherung bis a₅; 80 Hz in a₆: Annäherung bis auf 0,5 cm, dann Umkehr und Flucht. Verschiedenartiges NZ in a₁: o. R.; NZv in b₂: läßt sich herbeilocken; NZv in a₆: geht von b₂ fast bis a₆; 80 Hz in A: greift durch C nach R laufend an, erhält einen Strafreiz und geht auf R zurück. Reaktionssperre gegenüber Vibrationen in allen Netzpartien.

12²⁰ Uhr. Reagiert auch nicht mehr auf NZ. Lasse ihm lange Pause.

16⁴⁵ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort auf A; 80 Hz in a₄: greift in zwei Etappen zögernd an, muß zweimal angeblasen werden, ehe es flieht.

16⁴⁹ Uhr. NZv in a₁: kommt auf A; 80 Hz in a₄: bleibt stehen und begibt sich nach Wegnahme der VN auf R.

16⁵⁰ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort wieder auf A; 275 Hz in a₄: geht zurück.

16⁵⁵ Uhr. NZv in a₄: geht bis A; 275 Hz in c₃ (!): Angriff mit Biß in die VN, läuft zurück.

17⁰⁵ Uhr. Drehe Käfig um 180°. NZv in a₄: kommt auf A; 80 Hz in a₆, c₂, b₂: o. R., desgleichen bei 275 Hz, bleibt aber auf A stehen. Setze gleich anschließend ein ♀ von *Robertus lividus* auf a₆: sofortiger scharfer Angriff, aber die Fremdspinne schlüpft unter das Tapetum, *Coelotes* steht über ihr; NZv in A: Vt eilt dorthin; 80 Hz in a₆; blitzschneller Angriff und Biß in die VN, flieht auf R.

17⁰⁹ Uhr. NZv in A, in b₂ und c₂: o. R. NZ dicht vor Vt: o. R. 80 Hz hinter Vt: flieht ein Stück in Richtung auf B.

17¹³ Uhr. Setze einen *Schwarzkäfer* auf a₆: sofortiger, anfangs noch etwas zögernder, dann sehr heftiger Angriff, verfolgt den Käfer, den es nicht gleich zu fassen bekommt, über a₆ hinaus unter das Tapetum; blase das Vt fünfmal zurück, es greift immer wieder an, faßt den Käfer fest am Hinterende und läßt ihn auch auf noch zweimaliges Anblasen nicht los. Ich lasse der Spinne die Beute.

18⁰⁰ Uhr. Werfe, als Vt diesen Käfer gerade zerlegt, einen zweiten bei a₄ aufs Netz: zuerst kurzes Intentionstruppeln, dann Angriff; betastet aber den zweiten Käfer nur kurz, geht dann zurück zum ersten und speichelt ihn ein. Putzt sich dann bis 18²⁵ Uhr bei R.

18²⁵ Uhr. Kommt viermal hintereinander auf NZv in a₂ auf A, reagiert dann nicht mehr auf NZ in jeder Richtung. 10 min Pause. Wiederhole NZv in a₂: geht auf A, erhält ein Stück Fettkörper, mit dem es auf R absteigt. Nach 3 min auf NZv in a₂ sehr reaktionsbereit: locke es durch abwechselndes NZv in a₃ und b₃ hierhin und dorthin; a₃, b₃, a₃, b₃, a₃, b₃, a₃, b₃: vor dem letzten NZ in b₃ dreht es sich — im Rhythmus bleibend — nach a₃ um!

Fortsetzung am 12. 4. 10³⁵ Uhr. Vt sitzt regungslos zwischen R und B. Unter C sitzt der zweite Käfer vom Vortag. NZv in a₂: Vt steigt sofort auf A; setze einen

weiteren Schwarzkäfer auf c_3 ; als er zu laufen beginnt, dreht es sich um und begibt sich auf R; setze Käfer auf A: o. R.; entferne Käfer; NZv in a_1 : kommt auf A; setze Käfer auf a_1 : geht stückweise an ihn heran, betastet ihn kurz, geht zurück bis R.

10⁴⁵ Uhr. NZv in a_2 : o. R.; NZo in a_2 : geht auf A; 80 Hz in a_4 : flieht.

10⁵⁰ Uhr. Verschiedenartiges NZ in a_1 : o. R.; NZv in b_2 (!): kommt sofort dorthin; 275 Hz in a_6 : o. R.; in c_2 : o. R.; in b_3 : flieht. Reaktionssperre gegenüber Nz und Vibrationen in jeder Richtung, Pause.

11¹⁵ Uhr. NZv in a_3 : lebhaftes Zuwendung; nochmals in a_2 : o. R., in b_2 : schlägt abwehrend mit den Vorderbeinen.

11¹⁷ Uhr. Werfe Ameise auf a_6 : o. R.; auf a_2 : greift zögernd an, läßt die Ameise nach Biß liegen und geht zurück.

11²⁰ Uhr. Lasse halbwüchsige *Tegenaria* bei a_3 aufs Netz, die sich über a_6 entfernt; Vt verfolgt sie sofort und hätte sie beinahe noch gefaßt; geht dann auf R zurück.

11²² Uhr. 80 Hz in a_6 : greift sofort an und kehrt nach Wegnahme der VN um.

11²³ Uhr. NZv in a_6 : abermals schneller Angriff, dann Rückkehr auf R. Bei Wiederholung: o. R.; 80 Hz in a_6 : o. R.

11²⁵ Uhr. 80 Hz in b_3 : steigt auf A (hier mußten diese Versuche abgebrochen werden).

(Vgl. auch das auf S. 446 wiedergegebene Protokoll.)

Phänomene dieser Art von Ermüdung oder Schwellenänderung sind auch bei Netzspinnen keineswegs neu; nur wurden sie nicht in den Mittelpunkt der Diskussion gerückt, sondern nur am Rande erwähnt. MEYER berichtete schon 1928 (S. 53) in dem Kapitel „Reizeinflüsse und Gedächtnis“ von einem Versuch, bei dem er eine *Zilla x-notata* mit einer Stimmgabel 16mal aus dem Schlupfwinkel gelockt hatte. „Dann aber reagierte sie auch nach einer Stunde nicht mehr auf die angeschlagene Stimmgabel. Auf eine ins Netz gesetzte Fliege kam sie sofort herbei.“ Der Autor erklärte dieses Verhalten mit einer Gedächtnisleistung bei gleichzeitigem Unterscheidungsvermögen von Vibrationsreizen. LIESENFELD (1956) bestätigte diesen Befund durch ebensolche Beobachtungen an der gleichen Spinnenart, erklärte aber dieses Verhalten mit einer stärkeren Reizwirkung, einer „übevibratorischen Reizqualität“, die die lebende Fliege ausübt. Er unterschied mehrere Stufen der Reizwirkung: Bei vibrationsmüden Spinnen können die bloßen Beinbewegungen einer in das Netz gehaltenen Fliege, die zwischen 20 und 40 Hz liegen, wieder positive Reaktionen auslösen. Die nächsthöhere Reizqualität sind Bein- und Körperbewegungen (Frequenz der Körperschwingungen: 5–15 Hz). „Den höchsten Grad der auslösenden Wirksamkeit erreichen die Flügelvibrationen einer frei eingehängten Fliege... 45mal konnte beobachtet werden, daß Spinnen, die auf sonstige Erschütterungen nicht mehr reagierten, auch nicht mehr auf Zappelbewegungen, sofort aus dem Schlupfwinkel hervorstürzten, wenn die eingehängte Fliege zu schwirren begann. Das Hinzutreten von Vibrationen zu sonstigen Erschütterungen löste also die Fanghandlung

am schnellsten aus.“ (S. 579) An anderer Stelle dieser Arbeit (S. 583) finden wir die Mitteilung: „... eine Spinne, die auf keinerlei Vibration mehr ansprach, reagierte wieder positiv auf Vibrationsreize, nachdem durch das Zappeln einer Fliege die Fanghandlung ausgelöst worden war. Hier waren die durch die Fliege erzeugten Erschütterungen der stärkere Reiz, der die Initialreaktion auslöste.“ LIESENFELD führte diese Veränderung der Reaktionsschwelle logischerweise nicht (wie an vorher zitierter Stelle) auf erhöhte Reizwirkung (diese ist ja nach seiner Auffassung bei Vibrationsreizen geringer als bei den vorhergehenden Zappelreizen), sondern auf die „Anfangsreibung“ zurück, obwohl sich die Versuchstiere nicht im Anfangsstadium voller Erregungsspeicherung, sondern bereits im Zustand der Ermüdung gegenüber vibratorischen Reizen befunden hatten. Die Parallelen zu meinen Befunden an *Coelotes* sind unverkennbar: Die erneut reaktionsauslösende Wirkung andersartiger Reize, wie sie LIESENFELD festgestellt hat, braucht nicht zwangsläufig durch ihre erhöhte Reizwirkung bedingt zu sein, wenngleich es bei seiner Versuchsanordnung so erscheinen mußte; sie kann auch einfach auf der Qualitätsänderung, der Neuartigkeit der Reize beruhen. Würde die Reaktion bloß die Folge einer verstärkten Reizwirkung sein, dann wäre eine erneute Beantwortung eines wirkungsärmeren Reizes nach Zwischenschaltung eines wirkungsreicheren nicht zu erwarten. Daß es auch bei den optisch orientierten Springspinnen ganz entsprechende „Ermüdungserscheinungen“ gibt, die nichts mit den bekannten Gesetzmäßigkeiten des Erregungszuflusses zu tun haben, haben PRECHT (1952) und DREES (1952) erkannt. Dieser nahm „Ermüdungserscheinungen ganz anderer Art“ an, ohne weiter auf sie einzugehen. Und PRECHT kam zu dem Schluß, daß hier sehr verschiedenartige Ermüdungserscheinungen vorliegen, von denen er zwei „große Gruppen“ unterschied: „Die einen hängen mit dem Verbrauch an Instinkterregung zusammen, die anderen haben nichts mit ihm zu tun. Ob es sich dann um die Ermüdung motorischer Elemente des Zentrums, bestimmter Effektoren oder gar des afferenten Schenkels (PRECHTL) handelt, ist im Einzelfalle zu untersuchen“ (S. 226). Diese „andersartigen Ermüdungserscheinungen“ „können einer Erschöpfung durch Auspumpen des Erregungsreservoirs zuvorkommen“ (S. 222). Bei LIESENFELD finden wir noch folgende Bemerkung (S. 581): „Bei jüngeren Spinnen konnte öfters festgestellt werden, daß die zur Initialreaktion führenden Amplituden im Verlauf der Versuchsreihe anstiegen ... Dies hängt wohl mit der Ermüdung oder Gewöhnung der Tiere zusammen.“ Auch im Verhalten anderer, vor allem höherer Tiere, sind diese Erscheinungen immer mehr aufgefallen, doch wurde ein Deutungsversuch meist vermieden. TINBERGEN u. Mitarb. (1943, S. 212) stellten beispielsweise beim Samtfalter eine ständige Abnahme der „Reaktionsbereitschaft zum sexuellen

Anflug“ fest, wenn die gleiche Attrappe dreimal hintereinander angeboten wurde, und sprachen von einer „stimmungsspezifischen ‚Ermüdung‘“. TINBERGEN und KUENEN (1939) fanden keine Attrappenform, die — über Augenhöhe bewegt — die Sperrbewegung junger Drosseln *nicht* auslösen würde. Trotzdem werden diese Tiere nicht von den natürlich bewegten Blättern oder Ästen ihrer Umgebung zum Sperren gereizt. Die Autoren nahmen deshalb bei Jungdrosseln die Fähigkeit an, „die auslösende Reizsituation durch eine Dressur einzuengen“ und bemerkten dazu: „Wie aber diese Dressur sich vollzieht, wissen wir nicht“ (S. 46). Auch 1950 hielten TINBERGEN und PERDECK an der Annahme einer Adressur bei Reaktionsminderung gegenüber wiederholt gebotenen Reizen fest. Solche Beispiele ließen sich vermehren. Nach PRECHTL (1952) hingegen ist für derartige Phänomene die Annahme eines anderen Mechanismus notwendig, der weder mit dem Verbrauch zentraler Erregung noch mit Adressur oder motorischer Ermüdung etwas zu tun hat. Der Autor führte als Beispiel die Sperrbewegung nestjunger Buchfinken an, die ebenso wirksam durch akustische oder taktile Schlüsselreize ausgelöst werden kann. Wiederholt man nun einen dieser Reize so lange, bis er unwirksam wird, und bietet dann den anderen, so erhält man wieder die volle Intensität der Instinktbewegung. Eine Adressur kann hier nach PRECHTL nicht vorliegen, weil die Darbietung eines Reizes mit jedesmaliger Fütterung verbunden war, ebensowenig eine Erschöpfung der zentralen Erregung. PRECHTL folgert, daß es sich „um ein Geschehen innerhalb des afferenten Apparates, des sog. Angeborenen Auslösemechanismus (AAM)“ handeln müsse, wobei „dieses adaptive Geschehen auf das dem jeweiligen Schlüsselreiz zugehörige afferente Korrelat beschränkt“ bleibt. In diesem wie in manchen anderen Fällen handelt es sich nun um ein ersatzweises Ansprechen verschiedener Sinnessphären auf die ihnen zugehörigen Schlüsselreize. Beim hier diskutierten Beispiel von *Coelotes* aber ist (ähnlich wie bei den oben zitierten Fällen des Samtfalters und der Jungdrosseln) nur *eine* Sinnessphäre, dort die visuelle, hier die taktile, betroffen. PRECHTL (1952, obiges Zitat) hat bereits die besondere Eigenart dieser „Ermüdungserscheinungen“ gekennzeichnet und gleichzeitig ihren biologischen Zweck angedeutet. Es wird in freier Natur nicht selten vorkommen, daß ein auf die Netzfläche herabhängendes Blatt eines Grases, ein abgefallenes Rindenstück oder dergleichen bei Luftbewegung einen häufig wiederholten Erschütterungsreiz von bestimmter Qualität an bestimmter Netzstelle verursacht. Besäße die Spinne diesen biologisch sinnvollen Mechanismus einer alsbaldigen Reaktionssperre gegenüber solchen als bedeutungslos sich erweisenden Reizen nicht, würde ihr Erregungsreservoir alsbald in sinnwidriger Weise ausgeschöpft sein.

Die nächstliegende Erklärung für die hier vorliegenden Erscheinungen wäre die eines *Dressurvorganges*, wobei man für die Bildung bestimmter Assoziationen mit recht kurzen Zeiten rechnen müßte. Für einen solchen scheint tatsächlich eine Reihe von Beobachtungen zu sprechen, insbesondere eine scheinbare Behaftung bestimmter Reize mit positiven oder negativen Valenzen. Durch Strafen wird ein bestimmter Reiz negativ „getönt“ und die Reaktion darauf adressiert. Dazu ist ein besonderer Strafreiz gar nicht notwendig; denn die wiederholte „Enttäuschung“, die lockende Beute nach Annäherung nicht vorzufinden oder statt ihrer eine Nadel zu tasten, kann schon Strafe genug sein. So stellte SEITZ (1939, S. 73) bei Attrappenversuchen an Cichliden fest: „... der Fisch verliert jeden Anteil an einem bestimmten Objekt, weil es die weibliche Antworthandlung, die Nachfolgereaktion vermissen und daher die männliche Handlungskette wiederholt abreißen läßt. Ein solches Ausbleiben des lustvollen Abschlusses einer Kette funktionell zusammengehöriger Instinkthandlungen empfindet ein tierisches Subjekt, wie wir z. B. aus LORENZ-TINBERGENS Versuchen mit abnormen Objekten zur Eirollbewegung der Graugans wissen (1938), als so unangenehm, daß es einen wirksamen Strafreiz darstellen kann. Dieses *Adressieren des Objektes* ist spezifisch an dessen Merkmale gebunden, woraus sich das Annehmen eines zweiten Objektes nach Adressur der Reaktionen auf das erste erklärt. Auch wird die Adressur bald vergessen.“ Umgekehrt kann derselbe Erschütterungsreiz, auf den *Coelotes* wegen wiederholter Strafen kaum mehr anspricht, durch eine Belohnung augenblicklich wieder bedeutungsvoll gemacht und die Reaktion darauf scheinbar adressiert werden. Für die Bildung von Assoziationen spricht weiter die gelegentliche Beobachtung, daß ein Versuchstier, dem ein Erschütterungsreiz durch Strafen sehr wirkungsvoll adressiert wurde, bei erneuter Wahrnehmung dieses Reizes abwehrend die beiden Vorderbeine hebt, mitunter sogar flieht. Merkvorgänge von sehr kurzer Dauer mögen also dabei eine Rolle spielen; doch lassen verschiedene Beobachtungen und Überlegungen bezweifeln, ob Dressurvorgänge, die vielleicht nur so lange die nächstliegende Erklärung sind, als die Wirksamkeit anderer, einfacherer und zwangsläufigerer Mechanismen noch wenig bekannt ist, dieses Verhalten überhaupt maßgebend steuern; denn es ist doch höchst erstaunlich, daß solche Assoziationen bei serienweiser Darbietung verschiedenster Reize in so kurzer Zeit gebildet und in ebensolcher wieder geändert werden können, während es andererseits einer solchen Spinne offensichtlich nicht möglich ist, im *planmäßigen* Dressurversuch zwischen zwei Vibrationsreizen verschiedener Frequenz sicher und eindeutig unterscheiden zu lernen. Das Mißlingen eines derartigen Dressurversuchs glaubte ich oben mit dem Fehlen einer Lerndisposition für merkmalsarme und „unbiologische“ vibratorische

Reize erklären zu können. Trotzdem zeigt das Verhalten dieser Spinnen bei den besprochenen Versuchen, daß sie dieselben Frequenzen, deren willkürlich beigelegte Bedeutung sie im Dressurversuch so schwer assoziieren lernen, unterscheiden können und sich scheinbar sehr schnell „an-“ oder „adressieren“ lassen. Wäre ihre Reaktionssperre gegenüber Reiz A eine wirkliche Adressur, dann wäre nicht zu erwarten, daß sich schon kurz darauf, nach Zwischengabe eines ebenfalls negativen Reizes B abermals eine positive Reaktion auf A erzielen ließe. Auch ist nicht die Regel, daß bei Belohnung nur eine Adressur auf den mit Belohnung gekoppelten Reiz stattfindet, sondern einfach wieder eine Art Schwellensenkung gegenüber den verschiedensten Reizen. Nicht der als positiv sich erweisende *Reiz*, sondern die durch die Belohnung vollständige Auslösung, der befriedigende *Ablauf* der ganzen Reaktionskette der Fanghandlung scheint die Aufmerksamkeit zu heben. Es scheint sich demnach weniger um einen Dressurerfolg auf bestimmte Reize zu handeln als vielmehr um eine langanhaltende Reaktionsbereitschaft (Wachsamkeit) gegenüber taktilen „Neureizen“ schlechthin, d. h. gegenüber qualitativ merklich veränderten und deshalb für den Augenblick wieder neuen Erschütterungsreizen jeder Art. Diese erhöhen augenblicklich die Aufmerksamkeit und senken gleichsam die Reaktionschwelle.

Auch die anhaltende Reaktionsbereitschaft im Verteidigungsbereich ist in diesem Zusammenhang aufschlußreich. Bei Adressur eines Reizes wäre nicht ohne weiteres einzusehen, warum dieser im Verteidigungsbereich wieder eine besondere Bedeutung erlangen und anschließend auch im Fangbereich behalten sollte. Auch hier ist es wiederum kein besonderer, mit Assoziationen verbundener Reiz, sondern gemeinhin jeder in den Verteidigungsbereich „eindringende“, der die Wachsamkeit und Reaktionsbereitschaft erhöht. Die Annahme, daß dieser die Bedeutung eines Feindes erhält, der dann, sobald er sprungweise zurückweicht, auch in die Außenbereiche des Netzes verfolgt wird, ist für die Deutung des Verhaltens der Spinne vielleicht gar nicht notwendig. Es könnte lediglich die Folge einer Art Schwellensenkung sein, daß derselbe Reiz anschließend auch im Fangbereich wieder den Angriff auslöst. Auch in diesem ruft ein Erschütterungsreiz, wenn er plötzlich in bedrohliche Nähe rückt, dieselben Reaktionen wie im gesamten Verteidigungsbereich hervor. Dieses Verhalten wird man sich immer dann zu Nutze machen, wenn man ein Versuchstier an eine bestimmte Netzstelle locken will. Läßt sich die Spinne auch auf kürzeste Entfernung nicht mehr mit Nadelzupfen, das von ihr wegführt, heranlocken, dann spricht sie doch sofort an, wenn man die Nadel zu ihr hinbewegt, und folgt anschließend wieder der von ihr wegzupfenden Nadel. Dieses Hinbewegen der Nadel wird (auch von geblendeten Tieren) eindeutig

als plötzliche Annäherung perzipiert. Erfolgt es genügend dicht vor ihr, hebt sie beide Vorderbeine zur Abwehr. Die Bereitschaft zur Verteidigung unterliegt offensichtlich denselben Gesetzmäßigkeiten wie die Flucht. Diese zeichnet sich nach den Untersuchungen von PRECHT (1952) und DREES (1952) durch niedrige Schwelle und geringe Ermüdbarkeit aus. Auch Springspinnen bringen allen Reizen, die ihnen bedrohlich nahe kommen, eine anhaltende Aufmerksamkeit entgegen und bekunden diese, da sie vorwiegend optisch orientiert sind, durch fortgesetzte Einstellreaktionen auf optische Reize. Bei Springspinnen-♂♂ ist nicht nur die Zuwendung, sondern bezeichnenderweise auch das Vorderbeinwinken bei der Balz nur sehr schwer ermüdbar (DREES 1952, S. 195). Dieser Schlüsselreiz, der die weibliche Beutefanghandlung hemmt, leitet sich wahrscheinlich von einer Abwehrreaktion her.

Ich bin deshalb der Ansicht, daß wir es bei den hier besprochenen Phänomenen im wesentlichen mit einer *reizspezifischen Ermüdung* zu tun haben, jener „besonderen Art von Ermüdung“, die schon oben zitierten Autoren (vgl. PRECHT) aufgefallen war und der erst in allerjüngster Zeit bei verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Vertretern anderer Tiergruppen besondere Beachtung geschenkt worden ist (vgl. KUENZER 1958 und die dort zitierten Arbeiten). Inwieweit hierbei in diese einfacheren Mechanismen noch kompliziertere Vorgänge von vielleicht nur sehr kurzer Dauer unterstützend eingreifen, läßt sich noch nicht sagen.

Zweifelhaft ist ferner, ob bei Änderung des Reizortes tatsächlich die Richtung als solche oder wiederum lediglich die damit unter Umständen verbundene Änderung der Reizqualität auf die Spinne erneut reaktionsauslösend wirkt. Infolge der Anheftungspunkte und des Überspinnens von Pflanzenteilen sind die Schwingungsverhältnisse einer Netzdecke bereichsweise verschieden; deshalb kann derselbe Erschütterungsreiz, der an verschiedenen Netzstellen erzeugt wird, sowohl hinsichtlich seiner Intensität als auch seiner Qualität, insbesondere seines Frequenzspektrums, verschieden bei der Spinne ankommen. Folglich könnte sie ihn lediglich als andersartigen Reiz, nicht als den gleichen aus anderer Richtung wahrnehmen. In diesem Falle wäre auch das Richtungsproblem noch mit reizspezifischer Ermüdung erklärbar; doch ist eine nennenswerte qualitative Veränderung schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Versuchstiere sehr häufig auf denselben Reiz in zwei Richtungen, aber nicht mehr in einer dritten oder vierten reagieren. Weit wichtiger als etwaige Qualitätsunterschiede könnte der veränderte Einfallswinkel des Reizes und damit doch seine Richtung sein. Beim Zurückgehen in die Röhre wechselt das Tier häufig die Körperrichtung. Einmal ist die rechte, einmal die linke Körperseite der Reizquelle zugekehrt. Zwischen der Reaktionssperre gegenüber dem einen Reiz

und einer erneuten Reaktion auf einen anderen aber bleibt das Tier in der Regel ruhig sitzen. Wird nun der Reizort gewechselt, dann trifft derselbe Reiz infolge seines veränderten Einfallswinkels andere Beine und deren Tangorezeptoren früher und — wegen des rapiden Dekrements — auch stärker als vorher. Diese veränderte Situation der Reizaufnahme ist hierbei vielleicht das Ausschlaggebende und wieder Neuartige dieser Reizwahrnehmung.

Solche Erklärungsversuche werden indessen der Tatsache nicht gerecht, daß die Spinnenmütter nach dem Erscheinen ihrer Jungen eine derartige richtungsbezogene Reaktionsminderung bis -sperrdauernd gegenüber der Kinderstube und vorübergehend gegenüber den wechselnden Ablageorten der Beute an den Tag legen, obwohl sie ihre Stellung zu diesen Orten oftmals ändern. Dieses Verhalten läßt sich meines Erachtens nur mit einem Ortsgedächtnis befriedigend erklären, das nicht zu bezweifeln ist, da es auch bei der Orientierung im Netz und bei der Suche nach entwendeter Beute eine Rolle spielt.

VIII. Gewöhnung an Erschütterungsreize

Im Rahmen dieser Versuchsreihe prüfte ich ferner, ob es diesen Spinnen möglich ist, sich an bestimmte stärkere Erschütterungsreize, die anfangs ihre Fanghandlung ausgelöst haben und die dann dauernd auf sie einwirken, so zu gewöhnen, daß sie schließlich auf andersartige Erschütterungsreize, die zusätzlich geboten werden, wieder ansprechen.

Als Versuchstiere wählte ich vier ♀♀ aus, die Junge hatten, und die, wie eine Prüfung durch Nadelzupfen ergab, zu Beginn des Versuchs die hierfür notwendige Reaktionsbereitschaft besaßen. Keines hatte eine Fastenzeit von mehr als 3 Tagen hinter sich. Jedem schickte ich der Reihe nach am Rande seines Tapetums, 6—8 cm von seinem Lauerposten entfernt, die Frequenz von 70 Hz mit der an den Netzfäden neben der Vibrationsnadelspitze gemessenen Amplitude von 1,45 mm als *Dauervibration* ins Netz. Die Amplitudenweite war so gewählt, daß sie der Erschütterungsintensität, die ein Mehlkäfer auf dem Netz erzeugt, ungefähr gleichkam. In unregelmäßigen Zeitabständen prüfte ich dann durch Nadelzupfen und durch Einsetzen verschiedenartiger lebender Beutetiere, wann und wie die Versuchstiere auf zusätzliche Netzerschütterungen wieder ansprachen. Das Endergebnis überraschte: Jedes reagierte, wenngleich nach sehr verschieden langer Zeit, auf zusätzliche Netzerschütterungen, zwei von ihnen griffen lebende Beutetiere in Richtung zur Vibrationsnadel an, die beiden anderen wenigstens in anderer Richtung, aber immerhin nur 2—3 cm von der Vibrationsquelle entfernt. Die kürzeste Zeitspanne zwischen Einschalten der Dauervibration und Angriff auf ein Beutetier betrug 45 min. Nach dieser Zeit griff ♀ Nr. 92 einen 7,5 cm von ihm entfernten Mehlkäfer

an, der dicht vor die Vibrationsnadel gesetzt worden war. Als längste Zeit brauchte ♀ Nr. 80 zur gleichen Leistung rund 7 Std (einschließlich 1 Std Pause, nach der aber die Reaktionssperre gegenüber dem Vibrationsreiz nicht aufgehoben war). Die beiden anderen ♀♀ benötigten dazu 2 und 4 Std. Im einzelnen sei hier noch ergänzt, daß alle ♀♀ sogleich nach Einschaltung der Vibration die Nadel angriffen und mehrmals auf das Metall bissen, ehe sie davon abließen und wenigstens einige Minuten lang eine völlige Reaktionssperre gegenüber Erschütterungsreizen zeigten. ♀ Nr. 80 wiederholte seinen Angriff sogar neunmal kurz hintereinander; jedesmal, wenn es kräftig auf die Vibrationsnadel biß, wurde deren Schwingung stärker und hörbar gedämpft, und jedesmal, wenn es losließ, um sich seinem Schlupfwinkel zuzuwenden, schwang die Nadel wieder frei mit verstärkten Amplituden, worauf die Spinne erneut zum Angriff überging, bis sie nach neunmaligem Versuch endlich „belehrt“ war und 2 Std lang überhaupt nicht mehr reagierte. Dann ließ sie sich aber durch zusätzliches Nadelzupfen wieder in Richtung zur Vibrationsquelle locken, und sobald mit einigen Schritten der „Reibungswiderstand“ überwunden war, stürzte sie abermals auf die Vibrationsnadel los und biß einmal auf sie. Dann folgte sie dem Nadelzupfen in Richtung zur Vibrationsquelle nicht mehr, wohl aber in anderer Richtung, bis sie schließlich auf Nadelzupfen überhaupt nicht mehr ansprach. Nach 45 min aber wandte sie sich einer Ameise (*Myrmica*) zu, die in halber Entfernung (etwa 4 cm) zwischen Spinne und Vibrationsort aufs Netz gesetzt worden war, näherte sich ihr ein kurzes Stück und kehrte dann wieder um. In anderer Richtung wurde dieselbe Ameise im gleichen Abstand sofort angegriffen, aber nicht gebissen, sondern nur abgetastet. Erwähnenswert ist noch das Verhalten von ♀ Nr. 92: Schon 3 min nach der ersten negativen Erfahrung beim Biß auf die eingeschaltete Vibrationsnadel ließ es sich durch Nadelzupfen bis 2 cm vor die Vibrationsquelle locken und griff dann erneut die Vibrationsnadel an. Dieser Angriff war viel heftiger als der erste; das Tier kaute dabei am Draht eine Strecke von 3 cm entlang. Nach weiteren 10 min war es durch Nadelzupfen nicht mehr in Richtung zur Vibrationsquelle, wohl aber in seitlicher Richtung davon zu locken. Auf diesem Wege mußte es wegen der Lage der Röhrenmündung zuerst ein kurzes Wegstück in Richtung zur Vibrationsquelle zurücklegen. Es verließ dann diese Richtung, um sich der seitlich zupfenden Nadel zuzuwenden, die es eigentlich herausgelockt hatte. Aber schon nach wenigen Schritten übte die Vibration die stärkere Wirkung aus, und es stürzte abermals dorthin, um ein paarmal kräftig auf den vibrierenden Draht zu beißen.

Die wenigen Einzelbeobachtungen, auf die ich mich hier beschränken möchte, zeigen, daß wir bei diesen Versuchen im Prinzip denselben Reaktionen begegnen, die im vorhergehenden Abschnitt ausführlich

dargestellt worden sind. Ob ein Reiz pausenlos oder mit öfterer Wiederholung geboten wird, scheint in bezug auf den Eintritt der Reaktions-sperre nicht einmal mit nennenswerten Zeitunterschieden verbunden zu sein. Diese Versuche, deren Zahl mit Rücksicht auf schonende Behandlung des entliehenen Tongenerators sehr beschränkt bleiben mußte, beweisen, daß sich diese Spinnen schon in verhältnismäßig kurzer Zeit so an einen Dauerreiz gewöhnen können, daß es ihnen möglich ist, auf zusätzliche Netzerschütterungen anderer Qualität wieder normal zu reagieren. Wie sich zeigte und wie nach Kenntnis der im vorhergehenden Abschnitt mitgeteilten Befunde zu erwarten war, ist es weit schwieriger und bedarf es längerer Gewöhnungszeit, die Tiere mit zusätzlichen Erschütterungsreizen in Richtung zur Dauervibration als an benachbarte Netzstellen zu locken. Gerade das Umgekehrte wäre hier verständlicher! Wird nämlich in derselben Richtung, aus der die Spinne die Dauervibration erreicht, noch ein zusätzlicher Reiz geboten, dann müßten sich doch beide Reize zu einer komplexen Erschütterungsqualität ergänzen, die auf die Spinne eine erhöhte Reizwirkung ausüben sollte. Das ist aber nicht der Fall. Das Versuchstier wendet sich vielmehr weit eher einem zusätzlichen Reiz aus anderer Richtung zu und weiß dessen Herkunftsort auch richtig zu orten, obwohl die benachbarte Dauervibration es stark ablenken könnte. Bei den Angriffen dieser Versuchstiere auf lebende Käfer, die sich in unmittelbarer Nähe der Vibrationsquelle bewegt haben, machte ich jedesmal folgende interessante Beobachtung: Die Käfer wurden nach schneller, zielsicherer Annäherung von den Spinnen ganz normal mit den Vorderbeinen gefaßt und kurz gebissen. Aber diesem kurzen Biß folgte eine Reihe weiterer an verschiedenen Körperstellen; der entscheidende lange Biß blieb aus. Immer wieder wichen die Spinnen ein Stück zurück, standen mit fangbereit erhobenen Vorderbeinen vor der strampelnden Beute, faßten erneut zu und bissen kurz, um schließlich ganz abzulassen oder auf halbem Wege zum Schlupfwinkel abermals umzukehren und zu versuchen, den Lähmungsbiß anzubringen. Dieser gelang erst in genügendem Abstand (mindestens 4 cm) vom Vibrationsort. Ich glaube dieses Verhalten so erklären zu können: Durch Gewöhnung an die Dauervibration ist es der Spinne nach einiger Zeit möglich, zusätzliche Netzerschütterungen aus dem Gesamt-Tasteindruck isoliert wahrzunehmen und als typischen Lauf eines Beutetieres zu erkennen. Daraufhin erfolgt die Annäherung. Sobald aber das Beutetier gefaßt und kurz gebissen wird, werden die für diesen Abschnitt der Fanghandlung charakteristischen und orientierenden Tasteindrücke durch die starken Schwingungen der nahen Vibrationsquelle überlagert; die Tasteindrücke und mit ihnen das Beuteobjekt sind deshalb atypisch. Weder der Geruch noch der Geschmack, noch die Oberflächenbeschaffenheit der

Beute sind verändert, nur ihre charakteristische Bewegungsweise. Und diese ist nur um die Vibration verändert, an die sich die Spinne eigentlich gewöhnt hatte; aber in dieser Reaktionsphase schafft die Vibration eine ungewohnte Situation. Sobald die Spinne von der Beute abgelassen hat, kann sie Käferbewegungen und Vibration wieder „trennen“ und wendet sich erneut der Beute zu, um aber bei Berührung derselben sofort wieder unsicher zu werden. Das Unvermögen, hier den tödlichen Biß anzubringen, läßt darauf schließen, daß die kurzen Bisse, die bei dieser Spinnenart dem langen Biß fast immer vorausgehen, ausgesprochene *Orientierungsbisse* sind (vgl. TRETZEL 1961, S. 703).

IX. Die Reaktionsschwelle gegenüber Erschütterungsreizen

Die enormen Tastsinnesleistungen der Spinnen sind seit altersher bekannt. Schon NOBLESVILLE (1756) nannte in seiner „Histoire naturelle des animaux“ die Spinne unter den fünf Tieren, die den Menschen an Sinnesleistung übertreffen: „le Sanglier (Wildschwein) nous surpasse par l'ouïe, le Lynx (Luchs) par la vue, le Singe (Affe) par le goût, le Vautour (Geier) par l'odorat & l'Araignée (Spinne) par le toucher“ (S. 248). Die zahlreichen Beobachtungen drängen die Frage nach der erforderlichen Schwellenhöhe von Tastsinneseindrücken auf. Über die Erschütterungsempfindlichkeit der Spinnen allgemein liegen bisher nur die Messungen von LIESENFELD (1956) an der Radnetzspinne *Zygiella* vor, die unten vergleichsweise noch angeführt werden. Jeder Beitrag zu dieser Frage wird deshalb willkommen sein, auch wenn er, wie im vorliegenden Falle, nur als Nebenergebnis meiner Untersuchungen zu werten ist und statt exakter Meßergebnisse nur Anhaltspunkte liefern kann.

Wir müssen bekanntlich zwischen Reizschwelle und Reaktionsschwelle unterscheiden. Jene liegt niedriger als diese. Die Überschreitung der ersteren läßt sich aus dem Verhalten der Tiere kaum erkennen, weil die geringe Intensität der wahrgenommenen Reize noch keine eindeutige Reaktion herbeiführt. Mit den ersten Reaktionen aber — sei es in Form von Zucken, Intentionstrippeln, Zu- oder Abwendung — ist, strenggenommen, bereits die Reaktionsschwelle erreicht. Zwischen den ersten Anzeichen einer Reizbeantwortung, der Auslösung von Teilhandlungen und der eines vollen Angriffes auf die Reizquelle liegen bezüglich der erforderlichen Reizintensität erhebliche Differenzen. Über die Höhe der *Reizschwelle* ließen sich mit meinen einfachen Methoden keinerlei Anhaltspunkte gewinnen. Sie liegt vielleicht um einige Zehnerpotenzen niedriger. Zu ihrer Bestimmung sind elektrophysiologische Untersuchungen notwendig. Aber auch einer Bestimmung der *Reaktionsschwelle* (sogar der „Angriffsschwelle“) war aus meßtechnischen Gründen leider sehr bald eine Grenze gesetzt. Es zeigte sich nämlich, daß er-

wachsene ♀♀ von *Coelotes* noch auf Fadenauslenkungen reagieren, die selbst bei 150facher (in besonders günstigen Fällen sogar in 270facher) mikroskopischer Vergrößerung so wenig sichtbar waren, daß sich an den Netzfäden, an denen ich solche Erschütterungen zu messen versuchte, keinerlei Unschärfe zeigte.

Methodisch wurde bei den Messungen in folgender, einfacher Weise vorgegangen. An einem Mikroskop geeigneter Bauart wurde der Objektisch abgenommen und der Stativfuß zu einer Plattform erweitert, die das Aufsetzen ganzer Spinnenkäfige und, nach entsprechender Senkung des Mikroskoptubus, eine mikroskopische Kontrolle bestimmter Netzstellen erlaubte. War beispielsweise die Bestimmung des Dekrements einer Schwingung beabsichtigt, wurden nach Unterteilung einer geeigneten Netzstrecke alle Punkte mit Farbstoff markiert. Am Beginn dieser Strecke, also bei Punkt 0 der Abb. 12, wurde sodann eine dem Tongenerator entnommene und in beliebigem Grad verstärkte Frequenz ins Netz geschickt. Dies erfolgte wie alle derartigen Frequenzsendungen stets über den präparierten Lautsprecher, jedoch auf verschiedenen, bereits auf S. 401 genannten Übertragungswegen. Bei der Messung der bei Punkt 0 ins Netz geschickten Initialamplitude wurde der Wert ermittelt, den das Übertragungselement *nach* An- bzw. Einsatz ins Netz erreicht hat, weil natürlich der Netzkontakt selbst schon eine Schwingungsdämpfung bewirkt. Anschließend wurden dann diejenigen Amplituden ermittelt, auf welche die Initialschwingung in bestimmter Entfernung vom Ursprungsort abgesunken war. Die Schwingungsamplituden wurden in der Regel an den Netzfäden selbst gemessen, wozu jeweils auf Einzelfäden, die quer zur Vibrationsquelle verliefen und im mikroskopischen Bild gut zu überblicken waren, scharf eingestellt worden war. Im Bedarfsfalle wurde die Beobachtung dieser Fäden noch durch winzige Farbmarkierung erleichtert. Mit Einsetzen der Vibration dehnte sich der schwingende Faden zu einem (je nach Amplitudengröße) mehr oder minder breiten, hellen Band auseinander, dessen Breite sich mit dem Mikrometerokular messen ließ und jeweils die Doppelamplitude ergab. Vergleichsweise habe ich die Messungen auch an möglichst schmalen, in das Deckengewebe hineingeschobenen und dort angeklebten Papierfasern vorgenommen, insbesondere bei sehr dichtem, feimmaschigem Gewebe, bei dem die Anpeilung von Einzelfäden sehr erschwert ist. Zur Beibehaltung des ursprünglichen Verstärkungsgrades wurde, da an jedem Meßpunkt zur Neueinstellung auf einen Faden eine Abschaltung der Schwingung unumgänglich war, nicht der Verstärker gedrosselt, sondern nur der Schwingspulenanschluß unterbrochen. Trotzdem gestalteten sich die Messungen sehr zeitraubend; denn es war erforderlich, die Meßstrecke in wechselnder Richtung mehrfach durchzumessen und die gewonnenen Werte zu mitteln, weil laufende Schwankungen in der Netzspannung zu Intensitätsunterschieden während der Messungen führten.

Da das Spinnennetz aus elastischen Fäden besteht, ist sowohl mit Transversal- als auch mit Longitudinalschwingungen zu rechnen. Meine Messungen dürften sich in der Hauptsache auf die Transversalkomponente beziehen. Die meßtechnische Grenze wurde nun dadurch allzu früh gezogen, daß sich mit zunehmendem Vergrößerungsmaßstab der Objektive ihr Arbeitsabstand verringert. Die Messung kleinster Schwingungen von Netzfäden macht Objektive erforderlich, die wegen ihres geringen Arbeitsabstandes die an der Oberfläche keineswegs plane Netzdecke berühren und dadurch eine unzulässige Dämpfung bewirken. Die

Freilegung einzelner Netzfäden durch Beseitigung umliegender hätte zwar einerseits die Verwendung stärkerer Objekte erlaubt, andererseits aber zu einer völligen Veränderung der natürlichen Schwingungsverhältnisse geführt. Ich zweifle nicht an Mitteln und Wegen zur Messung kleinerer Werte, doch war diese Untersuchung kein Hauptpunkt meiner Fragestellung¹.

In Abb. 12 ist der Dämpfungsverlauf sinusförmiger Schwingungen in zwei *Coelotes*-Netzen dargestellt. Punkt 0 der Abszisse gibt die

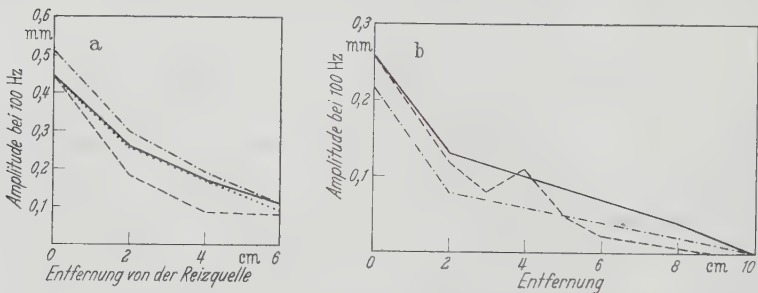


Abb. 12a u. b. Dämpfungsverlauf sinusförmiger Schwingungen in feinmaschigem (a) und grobmaschigem (b) Fangtapetum. Die Initialamplitude wurde jeweils bei Punkt 0 ins Netz geschickt.

- a ——— Netz ohne Spinne.
 } ♀ sitzt am Röhreneingang und hat die Vordertarsen
 - - - - - } an der 6 cm-Marke (verschiedene Amplituden);
 - - - - - } ♀ sitzt zwischen den Marken 0 und 2.
 b ——— Netz ohne Spinne (verschiedene Amplituden);
 - - - - - }
 - - - - - } ♀ sitzt zwischen den Marken 6 und 8 und hat seine Vordertarsen bei 6

Initialamplitude an, die mit einer bestimmten Weite und mit der Frequenz 100 Hz ins Tapetum geschickt und deren Verringerung durch die Netzdämpfung in Abständen von 2, 4, 6 cm usw. von der Reizquelle gemessen wurde. Bei Abb. 12a handelte es sich um ein sehr dichtes, feinmaschiges Tapetum, das nach 6 cm in die Wohnröhre überging. In Abb. 12b sind die Schwingungsverhältnisse in einem großen, grobmaschigen und weitgehend freischwingenden Tapetum über eine Netzstrecke von 10 cm wiedergegeben, an deren Ende das Tapetum an der Käfigwand befestigt war. Bei a fiel die Initialamplitude von 0,44 mm über die Netzstrecke von 6 cm auf 0,11 mm, also auf 25% des Ausgangswertes ab. Eine etwas weitere Initialamplitude wurde relativ stärker

¹ Aus demselben Grunde habe ich auch darauf verzichtet, zur Bestimmung der höchsten wahrnehmbaren Frequenzen diese durch Kraftverstärker und Speziallautsprecher gesondert zu verstärken; denn für die Reproduktion von Lauferschütterungen — meine eigentliche Fragestellung — konnte der mit meinen Apparaten erreichbare Verstärkungsgrad gar nicht voll ausgenützt werden. Dies hätte zu einer Übersteuerung tiefer Frequenzen und zur Netzbeschädigung geführt.

gedämpft; sie kam mit dem gleichen Wert am Röhreneingang an, verringerte sich aber auf 21,5%. Auch im freischwingenden und grobmaschigen Netz (b) betrug die in 6 cm Entfernung ankommende Amplitude nur noch 18 bzw. 27%, wovon sich der höhere Wert auf die weitere Initialamplitude bezieht. Nach insgesamt 8 cm Netzstrecke ließen sich hier noch 11,8 bzw. 13,5% der Ausgangsintensität messen.

Die Messungen ergaben, daß die Initialamplitude schon im Verlaufe der ersten 2 cm Netzstrecke um rund 50% (um 41—64%), im Verlaufe der nächsten 4 cm aber nur noch um 16—25% gedämpft wird. Bei Netztyp a hatte es auf den Dämpfungsgrad nur wenig Einfluß, ob der Röhreneingang noch zusätzlich durch die Spinne belastet war oder

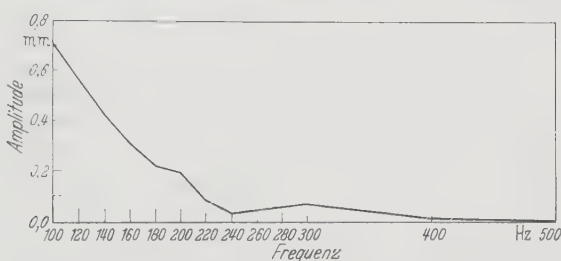


Abb. 13. Verringerung der Amplituden mit steigender Frequenz bei gleichbleibender Aussteuerung (an der Spitze der Vibrationsnadel gemessen)

nicht; denn die Röhrenmündung war durch zahlreiche Verstreubungen (Gerüstfäden) mit der Umgebung und dem festen Untergrund weitgehend stabilisiert. Ohne Spinne sank hier die Amplitude auf 25% ab, mit Spinne auf 20,5%. Anders beim großflächigen Tapetum b. Setzte man hier den Spinnenkörper im Abstand zwischen 6 und 8 cm von der Vibrationsquelle so aufs Netz, daß die Vordertarsen (wie bei a) auf der 6 cm-Marke lagen, so verringerte sich die Amplitude auf 10%; doch machte sich vor der Spinne nach vorherigem starkem Abfall nochmals eine Amplitudensteigerung bemerkbar. Wurde die Spinne nun der Vibrationsquelle genähert und in den Entfernungsbereich zwischen 0 und 2 cm gesetzt, so war die Dämpfung vor allem dicht hinter der Spinne stark. Die Amplitude verringerte sich nach 2 cm auf 43,2% (ohne Spinne auf 59,1%), nach 4 cm auf 20,5% (38,5%). Etwaige Unterschiede im Schwingungsverlauf verschiedener Frequenzen bei gleicher Initialamplitude wurden nicht geprüft.

Abb. 13 zeigt, in welchem Grade die erzeugte Schwingungsamplitude bei gleichbleibender Verstärkung mit steigender Frequenz ständig abnahm. Die dieser Kurve zugrunde liegenden Werte sind an der Spitze der freischwingenden (nicht im Netz eingehakten) Vibrationsnadel gemessen und lassen nebenbei den Frequenzgang der verwendeten Anlage

in diesem Bereich verfolgen. Dieser verlief keineswegs wünschenswert linear. Man erkennt im Bereich um 240 Hz eine erhebliche Dämpfung, bei 300 Hz jedoch eine Resonanzstelle; ebenso zeigt sich eine beträchtliche Anhebung um 100 Hz, die im Bereich tieferer Frequenzen wieder absank. Betrug die Amplitude bei 100 Hz — dem gewählten Verstärkungsgrad entsprechend — 0,7 mm, so verringerte sie sich bei 200 Hz auf 0,19, bei 400 Hz auf nur 0,01 mm. Diese Amplituden kamen in weitgehend freischwingendem Netztapetum über eine Netzstrecke von 8 cm mit Werten von 0,017, 0,005 bzw. 0,003 mm an. Das ist (abgerundet) der 40., 35. bzw. 3. Teil der Ausgangsintensität. Die Amplituden der Frequenzen zwischen 500 und 700 Hz ließen sich schon an der freischwingenden Vibrationsnadel mikroskopisch kaum mehr wahrnehmen, und ab 700 Hz schien die Nadelspitze ruhig zu stehen. Konnte von dieser Frequenz an aufwärts schon die Initialamplitude nicht mehr gemessen werden, so ließ sich natürlich erst recht nicht die Schwingungsintensität ermitteln, die bei der Spinne ankam. Wie niedrig aber die Reaktionsschwelle liegt, läßt sich daraus ermessen, daß bei Versuchstieren mit stark erhöhter Handlungsbereitschaft noch Reaktionen auf Frequenzen von 6—10 kHz bei gleichem Verstärkungsgrad, jedoch geringerem Abstand von der Reizquelle festgestellt werden konnten.

Die höchste Frequenz, auf die bei adulten ♀♀ eine eindeutige Reaktion festgestellt werden konnte, betrug 10 kHz. Diese Feststellung wurde, soweit überhaupt notiert, wenigstens 14mal gemacht. Dabei reagierten verschiedene Versuchstiere nicht nur mit Intentionstrüppeln, sondern auch mit Zuwendung oder sogar mit einer Annäherung um 1—2 cm bei einem Abstand von wenigstens 5 cm von der Reizquelle, wobei das Potentiometer zum Teil nicht weiter ausgelegt war als bei den der Abb. 13 zugrunde liegenden Werten. Über 10 kHz wurde auch bei maximaler Aussteuerung der verwendeten Verstärker (4 bzw. 8 Watt) seltsamerweise niemals irgendeine eindeutig auf den Vibrationsreiz bezogene Reaktion beobachtet. Höhere Frequenzen wurden aber nachweislich erzeugt und vom Lautsprecher hörbar abgestrahlt. Trotzdem muß ich die Frage, ob die Wahrnehmungsgrenze dieser Tiere bei 10 kHz liegt, offenlassen. Als Ursache gelegentlicher Reaktionen auf Frequenzen über 10 kHz ließen sich in jedem Falle Schaltstöße oder dergleichen nachweisen. Auch ein wiederholtes, höchst überraschendes Ansprechen auf 19—20 kHz, der oberen Leistungsgrenze des Tongenerators, fand eine Erklärung darin, daß bei der Erzeugung dieser Frequenz ein tieferer Interferenzton entstand.

Diese Frequenzprüfung fand gewöhnlich in der Weise statt, daß bei gleichbleibender (versuchsweise auch bei verstärkter) Aussteuerung mit höchsten Frequenzen begonnen und die Frequenzhöhe dann so lange kontinuierlich erniedrigt wurde, bis das Versuchstier reagierte. Zur

besonderen Prüfung des Ansprechens auf eine bestimmte Frequenzhöhe wurde durch geringfügige Unter- und Überschreitung dieser Frequenz ein jaulender Ton erzeugt. Zur Veranschaulichung von Frequenzfolge und Reizbeantwortung gebe ich hier ein Protokoll wieder:

8. 2. 57. ♀ 45 (mit Jungen) in der Wohnröhre. Schicke Vibration von 10 kHz in 7 cm Abstand vom Vt (= Versuchstier) ins Netztapetum (Aussteuerungsgrad gleich den Werten in Abb. 13): o. R. (= ohne Reaktion). Senke Frequenz bei gleichbleibender Aussteuerung langsam und kontinuierlich über 9, 8, 7 kHz usw. Erst bei 200 Hz spontaner, blitzschneller Angriff mit Biß in Vibrationsnadel. Diese stillgelegt. Vt geht, bleibt aber am Röhreneingang in 5 cm Abstand von der Vibrationsnadel sitzen, dieser zugewandt. Beginne bei gleicher Aussteuerung mit 12 kHz: o. R. Senke langsam bis 10 kHz: hier sofortige Annäherung bis auf 2,5 cm, bleibt lauernd sitzen; drehe Potentiometer zurück. 5 min Pause. Vt zieht sich tief in Wohnröhre zurück, Abstand 8 cm. Dann Wiederholung der Vibration: 10 kHz: o. R. Verstärkung dieser Frequenz um rund ein Viertel: sofortige Annäherung bis zur Röhrenmündung. Abblendung der Vibration. Vt zieht sich wieder auf 8 cm Abstand zurück, sitzt abgewandt. Aufblendung und Aussteuerung wie anfangs: 10 kHz: o. R. Senke kontinuierlich bis 8 kHz: Zuwendung und Annäherung um 1 cm. Erhöhe sofort auf 10 kHz: o. R., senke wieder auf 8 kHz: kurze unruhige Ortsbewegung auf einer Strecke von 1 cm vor und zurück. Senke bis 7 kHz: Vt nähert sich bis zur Röhrenmündung. Senke sehr langsam bis 5 kHz: Vt verändert Körperhaltung: duckt sich wie zum Sprung. Erhöhe auf 10 kHz: o. R.; senke bis 7 kHz: Vt trippelt; senke weiter langsam und gleichmäßig: erst bei 400 Hz blitzschneller Angriff, bei dessen ersten Schritten Vibrationsnadel sofort ruhiggestellt wird. Trotzdem ortet Vt Reizort richtig, betastet Nadel, läuft dann daran vorbei bis zum Rand der offenen Käfigseite, tastet mit Vorderbeinen in die Luft, geht zur Netzmitte zurück, sucht nach 5, 10, 20 sec wieder nach der Reizursache am Rande des Glases, begibt sich dann in die Röhre. Nach weiteren 10 min Ruhe werden die Jungen immer unruhiger und laufen schließlich in der Wohnröhre lebhaft herum. Nach 30 min Pause wieder Sendung von 10 kHz mit gleicher Intensität wie vorhin: o. R. Vt sitzt im Abstand von 8 cm abgewandt in der Wohnröhre. Senkung der Frequenz und Jaulen bei 8 und 7 kHz. Erst bei 5 kHz Umkehr des Vt. Nach weiterer Senkung erfolgt Angriff bei 600 Hz. Vt wieder in Röhre gelockt. Nach 3 min Pause Wiederholung der Senkung von 10 kHz an abwärts, dabei zwischen je 1 kHz gejault; o. R. Dann bei 750 Hz plötzlicher Angriff und Biß in Vibrationsnadel. Vt zurückgelockt. Nach 45 sec Wiederholung derselben Frequenzfolge: Angriff ohne vorherige Reaktion jetzt erst bei 140 Hz. Vt sofort durch Nadelzupfen auf 8 cm Abstand zurückgelockt und Wiederholung der Vibration in gleicher Folge: wiederum plötzlicher Angriff bei 140 Hz. Abermalige Wiederholung nach 5 min Pause: Vt nähert sich bei 5 kHz der Reizquelle bis auf 3,5 cm, greift aber ebenfalls erst bei 140 Hz an und beißt anhaltend in die Vibrationsnadel, worauf sie längere Zeit nur noch auf Nadelzupfen reagiert.

Bei diesen Versuchen ließ sich, was auch aus dem wiedergegebenen Protokoll zu ersehen ist, eine wohl weitgehende Frequenzunabhängigkeit bei sinusförmigen Schwingungen erkennen. Reaktionsbestimmend ist die Amplitude. So reagierte in obigem Beispiel das Versuchstier nach Überwindung der „Anfangsreibung“ aus einer Entfernung von 5 cm von der Reizquelle auf 10 kHz, 8 cm entfernt aber nur auf 8 kHz; mit allmählicher Abnahme der Reaktionsbereitschaft wurden erst die

Frequenzen 8, dann 5 kHz und schließlich nur noch 140 Hz beantwortet. Die mehrfache Auslösewirkung dieser Frequenz erklärt sich allgemein aus den in diesem Bereich durch die Baßanhebung ohnedies verstärkten Amplituden und insbesondere aus einer um 140 Hz liegenden Resonanzstelle, die gelegentlich den Ausschlag gegeben haben mochte. In keinem Falle wurde von einem vorher ungestörten ♀ zu Beginn einer Versuchsserie eine höhere Frequenz als etwa 250 Hz sofort beantwortet. Dazu mußte die Reaktionsschwelle durch Erzeugung stärkerer Amplituden in jedem Falle erst gesenkt, also die sog. „Anfangsreibung“ durch erhöhte Reizintensität überwunden werden. Dazu genügte vielfach schon ein etwas unvorsichtiges Einhaken bzw. Ansetzen der Vibrationsnadel. Da Amplitudenweite und Frequenzhöhe zueinander in umgekehrt proportionalem Verhältnis stehen — einen gleichbleibenden Verstärkungsgrad natürlich vorausgesetzt — ist die Schwellenerniedrigung bei den Versuchstieren ganz einfach aus ihrer Reaktion auf steigend höhere Frequenzen zu ersehen. Dies zeigt die folgende Versuchsreihe sehr schön, mit deren Protokollwiedergabe auch die Fortsetzung obiger Versuche mit dem gleichen ♀ am darauffolgenden Tage mitgeteilt sei:

Vibrationsbeginn: 10 kHz (Aussteuerung wie am Vortag), langsame Frequenzsenkung mit wiederholtem Jaulen. Erste Reaktion des Vt aus 8 cm Entfernung bei 140 Hz mit spontanem Angriff. Biß durch rechtzeitige Stilllegung der Vibrationsnadel verhindert. Abgewartet, bis Vt von selbst auf den vorherigen Standort zurückgegangen war, dann sofortige Wiederholung der Vibration in gleicher Folge, nun Angriff bei 300 Hz ohne vorherige Reaktion. Wiederholung: Angriff bei 330 Hz, dann bei 700 Hz; dabei so blitzschneller Angriff, daß Biß in den vibrierenden Draht nicht zu verhindern war. Daraufhin Reaktionssperre gegenüber diesen Vibrationen. Mehrfache Sendung des Frequenzbereiches zwischen 10 kHz und 20 Hz ab- und aufsteigend bleibt unbeantwortet. Nun Wechsel des Reizortes: Vibrationsnadel 3 cm daneben, aber in gleicher Entfernung (8 cm) vom Lauerposten des Vt eingehakt. Beginn bei 10 kHz, kontinuierlich absteigend: Angriff bei 80 Hz. Kein Biß, aber Betasten der Nadel. Wieder Reaktionssperre. Änderung der Reizqualität: sende von Tonband mit gleicher Aussteuerung Käferlauf ins Netz: o. R.; verstärke diesen maximal: Zuwendung. Versuche es wieder mit 10 kHz absteigend: Vt greift bei 700 Hz an und beißt auf den Draht, obwohl er rechtzeitig stillgelegt. Daraufhin o. R. bei Vibrationen. Sende Lauferschütterungen verschiedener Beutetiere; o. R. Schicke daraufhin — dem Rundfunkteil des Tonbandgerätes direkt entnommen — Musik (Darbietung eines Streichquartetts) ins Netz: Vt trippelt alsbald und flieht bei etwas stärkerer Aussteuerung tief in die Wohnröhre, verläßt diese aber sogleich wieder, rennt „kopflös“ der Käfigwand entlang, bleibt aber im Käfig und setzt sich dann in 3 cm Entfernung von der weiterschwingenden Vibrationsnadel ruhig hin, als „lausche“ es. Zwei Junge rennen in der Wohnröhre aufgeregt hin und her. Bei anschließender Sendung sinusförmiger Schwingungen flieht das Vt bei 400 Hz in die Wohnröhre.

Die Reaktion auf Netzerschütterungen, die durch Musik- oder Sprachsendungen (über die Vibrationsnadel ins Netz geleitet) verursacht wurden, habe ich auch an mehreren anderen Individuen geprüft, jedoch nicht planmäßig, sondern mehr spaßeshalber dazwischengeblendet, wenn auch ich „vibrationsmüde“ geworden war. Diese Schwingungen wurden stets beantwortet, Musik jedoch in verschiedener

Weise: Ein Teil der Versuchstiere griff an, andere flohen, wobei zu bemerken ist, daß es sich um verschiedene Musikstücke gehandelt hat. Bei Streichquartettbesetzung kam dem Einsatz des Cellos wegen der Amplitudensteigerung eine besondere Bedeutung zu. Eine Reaktion von Versuchstieren auf Musik, die auf dem Luftwege übertragen wurde, habe ich bei vereinzelt Proben nicht bemerkt. So interessant diese Frage wegen mancher Literaturbemerkungen auch sein mag, so erschien mir die Konzentration auf biologisch näherliegende Fragen vorerst zweckmäßiger zu sein. Direkt ins Netz gesandte Sprache wurde von fünf ♀♀ mit sofortigem Angriff beantwortet.

Mit obiger Protokollwiedergabe wurde die Reaktion eines adulten ♀ auf die Vibration von 10 kHz aus einer Entfernung von 5 cm mitgeteilt, wobei der Verstärkungsgrad so bemessen war, daß bei 400 Hz eine Amplitude der freischwingenden Vibrationsnadel von 0,01 mm erzielt worden wäre. Diese Schwellenhöhe wurde gelegentlich noch von anderen Individuen erreicht, aber von keinem unterschritten. Auch lösten so hohe Frequenzen im Rahmen der angewandten Verstärkung in keinem Falle den vollständigen Angriff aus. Dazu waren in der Regel Frequenzen unter 1 kHz mit den ihnen entsprechenden Amplituden notwendig. Nur in einem Falle erfolgte bei vorgenanntem Verstärkungsgrad ein Angriff bei 6 kHz, jedoch aus der geringen Entfernung von nur 5 mm.

In methodisch gleicher Weise wurden auch die Amplituden der Netzerschütterungen gemessen, die ein auf dem Tapetum laufendes Beutetier erzeugt. Solche Ermittlungen waren schon deshalb notwendig, um bei der Wiedergabe von Tonbandaufnahmen die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals angleichen zu können. Ein im Netz strampelnder Mehlkäfer von 16 mm Körperlänge erzeugt beispielsweise — 3 cm von ihm entfernt an der Auslenkung der Netzfäden gemessen — folgende Amplituden: Die Amplitude der vorherrschenden Frequenzen liegt im Bereich von 0,03 mm. Um diese Strecke wird der angepeilte Netzfaden in fast pausenlos zitternder Bewegung ausgelenkt. Diese Zitterbewegung schlägt zwischendurch häufig bis 0,06, seltener bis 0,08 mm aus. Als maximale Amplituden wurden 0,14 mm festgestellt. Belastung und Entlastung des Netzes durch das Körpergewicht des aufgesetzten bzw. abgenommenen Käfers ergaben eine Dehnungsverschiebung des beobachteten Netzpunktes bis zu 0,29 mm.

Die maximalen Amplituden, die durch die Bewegungen der Netzeigentümerin (ein adultes ♀) selbst verursacht wurden, betrugen — im Abstand von nur 1—2 cm von ihren Tarsen gemessen — bei langsamem Lauf 0,01—0,02 mm, bei plötzlichen, sprungartigen Bewegungen 0,03 bis 0,04 mm. Vergleichsweise sei hier auch erwähnt, daß Erschütterungen in der Größenordnung, wie sie eine erwachsene Spinne in ihrem Netz selbst verursacht, zumindest tagsüber fast pausenlos auf die Käfigtiere eingewirkt haben. So verursachten Schritte im Zimmer oder leichte Stöße an den Tisch Netzerschütterungen, die seitliche Fadenauslenkungen

bis zu 0,05 mm zur Folge hatten; auch Erschütterungen durch den Straßenverkehr haben Schwingungsamplituden bis zu 0,02 mm bewirkt. Aber daran gewöhnen sich die Tiere sehr bald. Im Freiland zeigen sie sich gegenüber Bodenerschütterungen, die durch die Annäherung eines Menschen an ihre Wohnröhre entstehen, sehr empfindlich. Hat man sich mit normalem Schritt genähert, so lassen sie sich durch Zupfen mit spitzen Gegenständen am Fangtrichter weit seltener aus der Wohnröhre locken, als wenn man sich vorsichtig angeschlichen hat.

Die Reaktionsschwelle der Versuchstiere gegenüber den durch Beutetiere verursachten Netzerschütterungen kann verständlicherweise nur indirekt ermittelt werden, indem die Reizsituation rekonstruiert wird. War aufgefallen, daß ein Versuchstier ein kleines Beuteobjekt aus ausnehmend großer Entfernung wahrgenommen und angegriffen hat, und erschien jede zusätzliche Auslösewirkung ausgeschlossen, wurde sowohl der ursprüngliche Standort der Spinne als auch der der Beute markiert, die Spinne aus dem Käfig genommen und nach Einstellung des Mikroskops auf einen Netzfaden am ursprünglichen Standort der Spinne dasselbe Beuteobjekt oder, wenn dieses getötet war, ein gleich großes Ersatzobjekt derselben Art an der alten Stelle wiederholt laufen gelassen. Bei der Messung wurde das Augenmerk auf die jeweils weitesten Amplituden gelenkt, die vom Beutetier durch ruckartige Bewegungen verursacht wurden, und vorsichtshalber nur deren Höchstwert notiert. Der *niedrigste Schwellenwert*, der auf diese Weise dank ausnehmend günstiger Verwendungsmöglichkeit eines starken Objektivs noch ermittelt werden konnte, betrug $9,6 \cdot 10^{-4}$ mm. Dabei konnte aber die Netzdämpfung durch die Spinne selbst nicht berücksichtigt werden, weil sonst der Wert unter die Meßgrenze gerückt worden wäre. Diese Erschütterungsintensität wurde von einem adulten ♀ der kleinen, rund 2,5 mm langen Linyphiide *Bolyphantes crucifer* im Abstand von 4 cm von ihrem Bewegungsort erzeugt und löste aus dieser Entfernung noch die volle Angriffshandlung aus. Dabei bezieht sich der Wert auf die höchstmöglichen Amplituden, und es ist unbewiesen, ob diese zur Auslösung wirklich notwendig waren. Ein Angriff auf solche netzfremden Kleinspinnen aus 3—4 cm Entfernung war keine Seltenheit und ist deshalb bezüglich der Reizintensität von besonderem Interesse. In anderen Fällen war mir eine mikroskopische Erfassung der von so kleinen Beutetieren verursachten Netzerschütterungen nicht mehr möglich. In Anbetracht der mitgeteilten Reaktionen auf die sicher sehr geringen Amplituden hoher Frequenzen liegt die Reaktionsschwelle adulter Individuen von *Coelotes* vermutlich noch eine Zehnerpotenz tiefer und wäre sonach — grob geschätzt — bei 10^{-5} mm zu suchen. Schwellenwerte in der Größenordnung von wenigstens 10^{-4} mm würde man bei Netzspinnen an sich erwartet haben. Wir entnehmen daher

nicht ohne Erstaunen der Arbeit von LIESENFELD (1956, S. 575), daß die an der Radnetzspinne *Zygiella* ermittelten Schwellenwerte, die bei sinusförmigen Schwingungen ungenannter Frequenz noch einen Angriff ausgelöst haben, beträchtlich höher liegen. Sie bewegen sich zwischen 10^{-2} und 10^{-3} mm und betragen in Einzelfällen $8 \cdot 10^{-3}$ und $3,5 \cdot 10^{-3}$ mm. LIESENFELD war offenbar selbst erstaunt über die unerwartet geringe Erschütterungsempfindlichkeit seiner Versuchstiere und machte zum Vergleich auf die Ergebnisse von AUTRUM (1941) aufmerksam, der auf elektrophysiologischem Wege durch Messung an einzelnen Beinen als absolute Schwellenwerte für den Erschütterungssinn von *Insekten* bis zu $3,6 \cdot 10^{-9}$ cm erhalten hat. Es ist durchaus denkbar, daß die *Reizschwelle* von Netzspinnen nicht weniger tief liegt; doch erscheint es biologisch als durchaus zweckmäßig, wenn die Reaktionsschwelle wesentlich höher liegt und auf Erschütterungsreize seitens solcher Lebewesen abgestimmt ist, die als Beuteobjekte oder Feinde von Bedeutung sind und die die Spinne überhaupt noch zielsicher fassen kann. Insofern ist es auch wahrscheinlich, daß die Reaktionsschwelle bei Netzspinnen verschiedener Gattungen entsprechend ihrer Körpergröße, ihrer Fangweise und ihres Beutekreises verschieden hoch liegt.

D. Das eigentliche Brutpflegeverhalten

Nächst der Frage nach dem Unterscheidungsvermögen der Spinnenmutter zwischen Jungen und Beutetieren, das überhaupt die Voraussetzung für ein familiäres Zusammenleben ist, suchten meine weiteren Untersuchungen eine Antwort auf die Frage nach den Beziehungen zwischen Mutter und Jungen, nach Art und Umfang der Pflege und nach den Auslösemechanismen im Brutpflegeverhalten. Ein Hinweis auf die Kernproblematik dieser Brutpflege sei gleich vorweggenommen: Anfangs glaubt der Beobachter die beiderseitigen Handlungen fein aufeinander abgestimmt und von einem mütterlichen Instinkt sinnvoll gelenkt zu sehen. Bei zunehmender Beschäftigung mit diesem Geschehen aber mehrten sich die Zweifel, ob wirklich ein Sozialkontakt besteht und triebmäßig gesteuerte Fürsorgehandlungen vorliegen; ob sich nicht damit, daß die Mutter ihre Jungen aus ihrem „Speisezettel“ ausklammert, ihre Pflegedienste voll erschöpfen. Sind die Jungen überhaupt einbezogen in die Welt, in den Funktionskreis der Mutter oder sind sie lediglich geduldet und können sich dank eines Hemmungsmechanismus, der ihnen gegenüber die Fanghandlung einschränkt, im Netz aufhalten? Dann wäre das Brutpflegegeschehen nicht durch einen mütterlichen Instinkt in Gang gesetzt und unterhalten, sondern durch die Initiative der Jungen, die beharrlich im Netz bleiben, sich über Nahrungsabfälle hermachen und eine Art Schmarotzerdasein führen. Zur Feststellung spezieller Brutpflegehandlungen des ♀ wird man also

nach Verhaltensweisen suchen, die erst durch das Erscheinen oder die Anwesenheit von Jungen ausgelöst werden und somit darauf schließen lassen, daß das ♀ in einen Brutpflegekreis getreten ist. Fassen wir zuerst die Fütterung ins Auge.

I. Betteln und Fütterung der Jungen

Die Fütterung erfolgt (von einer anschließend besprochenen Ausnahme abgesehen) grundsätzlich in der Weise, daß die Beute, nachdem sie getötet und eingespeichelt worden ist, den Jungen *überlassen* wird. Diese müssen sich nicht mit den Nahrungsresten begnügen, sondern erhalten die Beute frisch und wenig ausgesogen; vielmehr macht sich die Mutter über die von den Jungen zurückgelassenen Reste her und trägt die ungenießbaren Chitinteile schließlich beiseite. Eine Verabreichung oder Überbringung von Beutestücken mit Hinwendung zu den Jungen oder aktivem Aufsuchen derselben findet nicht statt; doch sind ausnahmsweise Übergänge zu solcher Handlungsweise zu beobachten. Durch Tötung und Einspeichelung, gelegentlich auch durch Zerlegung der Beute wird die Nahrung für die Jungen gleichsam „zubereitet“. Dieses Wortes bediente sich schon WIEHLE (1937, S. 122) bezüglich der ganz entsprechenden Handlungsweise brutpflegender Theridien. Gerade in dieser Vorbehandlung der Beute wird man nach einem Verhaltensunterschied zwischen Müttern und ♀♀ ohne Nachkommenschaft suchen und erwarten, daß jene dabei eine besondere Sorgfalt an den Tag legen würden, wofür schon allein die Zeit, die beispielsweise an das Einspeicheln gewendet wird, einen Anhaltspunkt bieten könnte. Grundsätzlich gliedert sich die Fanghandlung einer *Coelotes*-Mutter in dieselben Teilabschnitte wie die eines unbegatteten ♀ oder jüngeren Tieres, und keine dieser Teilhandlungen ist bei den Müttern ausgedehnter als bei anderen Individuen, sondern im Gegenteil verkürzt. Bei ♀♀, deren Junge mindestens die erste Häutung außerhalb des Eikokons hinter sich hatten, dauerte der Lähmungsbiß in einen ausgewachsenen Mehlwurm durchschnittlich 8 min; dann lockerten sie die Chelicerenklauen und speichelten 12 min lang ein, wobei sie auch saugten und durch gelegentliche Kaubewegungen die Wunde vergrößerten; daraufhin ließen sie von der Beute ab, blieben aber neben ihr sitzen, hielten mit einem Vorderbein Kontakt und putzten sich 3 min lang leicht und gleichsam unschlüssig die Palpen, worauf sie das Opfer wieder ergriffen, in die Wohnröhre zogen und einige Fäden darüberspannen. Diese Spinn Tätigkeit erfolgte 22 min nach Beginn des Lähmungsbisses. Anschließend putzten sie sich ausgiebig oder setzten ihre Einspeichelungs- und Saugtätigkeit fort. Den Zeitwerten liegen Messungen in 18 Fällen zugrunde, bei denen die Teilhandlungen in dieser Folge aneinandergereiht waren. Abweichungen von dieser Reihenfolge kommen

jedoch vor, auch wenn es sich um dieselbe Spinne und dieselbe Beuteart und -größe handelt. Mitunter wird diese sogleich nach dem Lähmungsbiß in die Röhre gezogen; oder es unterbleibt das Palpenputzen nach der ersten Einspeichelungsphase. Fangort und Widerstand des Opfers mögen dabei von Fall zu Fall eine Rolle spielen, doch ist es ganz allgemein zu erkennen, daß es die Mütter eiliger haben mit der Abtötung und dem Eintragen der Beute. Diese Teilhandlungen dauerten bei ♀♀, die noch vor der Eiablage standen, nach zwölf Messungen an ebenso vielen Individuen etwas länger; der Lähmungsbiß wurde auf durchschnittlich 13 min ausgedehnt, die anschließende Einspeichelungs- und Saugphase auf 30 min, ehe die Beute eingetragen und übersponnen wurde. Eine Reihe von ♀♀ und halbwüchsigen Tieren (diese natürlich an entsprechend kleineren Mehlwürmern) aber erreichten dieselben kurzen Zeiten wie die Mütter; insofern werden die zeitlichen Differenzen, soweit man diese Handlungsabschnitte ins Auge faßt, für den Beobachter gar nicht so deutlich. Hier ist noch zu bemerken, daß Einspeichelungs- und Saugakt äußerlich nicht klar zu trennen sind, weil in kurzen Phasen abwechselnd Verdauungssaft ausgespien und mit dem vorverdauten Nahrungsbrei wieder eingesogen wird. Die Möglichkeit, daß die Nahrung von den Müttern trotz der kürzeren Zeit besser zubereitet wird, weil sie mehr Verdauungsssekret ausschütten als sie anschließend wieder aufnehmen, ist nicht ausgeschlossen. Grundsätzlich aber konnte ich mich bei wiederholter mikroskopischer Beobachtung dieses Vorganges wenigstens davon überzeugen, daß die Mütter nicht nur einspeicheln, sondern auch Nahrung aufnehmen. Ein wirklich auffallender Verhaltensunterschied zeigt sich erst nach dem Überspinnen der Beute. Die Individuen ohne Brut saugen dann, je nach Hunger, ungehindert noch Stunden bis halbe Tage lang weiter; ihre Nahrungsaufnahme ist nur von kurzen Pausen unterbrochen. Bei den Müttern ist es gerade umgekehrt: Sie überlassen die Beute den Jungen und enthalten sich stundenlang der Nahrung. Zwischendurch gehen sie wieder an die Beute, beißen an irgendeiner Stelle erneut hinein, speicheln und saugen, machen den Jungen aber bald wieder Platz und ziehen sich in einen anderen Teil der Wohnröhre zurück. Erst wenn die Jungen gesättigt und in ihre Kinderstube zurückgekehrt sind, macht sich die Mutter noch längere Zeit über die Reste her. Oft sieht man beide gleichzeitig an einer Beute; aber die Mutter saugt um so kürzer, je mehr Junge sich bei der Beute einstellen. Gelegentlich trägt sie die Beute, auch wenn diese von Jungen besetzt ist und keine Störung von außen Anlaß dazu gegeben hat, ein Stück beiseite, als wolle sie sie ungestört für sich haben; aber sobald die Jungen nachgekommen sind und um sie herumkrabbeln, läßt sie wieder ab. Man hat also den Eindruck, als würde der Erschütterungsreiz des Jungenlaufes, der sich um die Beute einstellt, der Mutter den Geschmack

daran verderben. Zur Veranschaulichung dieser Vorgänge seien hier zwei typische Beobachtungsfolgen nach dem Protokoll wiedergegeben. In beiden Fällen handelt es sich um das gleiche ♀, doch waren seine Jungen in Beispiel a am Vortage geschlüpft und nahmen noch keine Nahrung zu sich; in Beispiel b waren sie 5 Tage älter, hatten in der vorhergehenden Nacht alle schlagartig die erste Häutung außerhalb des Kokons durchgemacht und begannen mit der Nahrungsaufnahme.

Beispiel a. 9⁰⁵ Uhr. (Das ♀ war vorher ungestört.) Ein Mehlwurm wird in 3 cm Abstand von der Röhrenmündung aufs Tapetum gelegt. Das ♀ greift nicht an, läßt sich auch durch Nadelzupfen nicht aus der Wohnröhre locken, zeigt starke Reaktionsminderung, die auf das Schlüpfen und die plötzliche Anwesenheit von Jungen zurückzuführen ist.

9²⁵ Uhr. Der Mehlwurm wird erst angegriffen, nachdem er dicht vor die Röhrenmündung gelegt worden ist und sich stark bewegt (Verteidigungsbereich): drei kurze Bisse vor dem Lähmungsbiß. Die Jungen sitzen dicht gedrängt in der Kinderstube, verhalten sich beim Angriff ganz still, beginnen aber etwas umherzutrippeln, als die gebissene Beute sich langsam um ihre Längsachse windet.

9³⁵ Uhr. Nachdem die Beute bewegungslos geworden ist, läßt sie das ♀ liegen und geht in die Röhre zurück. Als es dort stillsitzt, beginnen seine Palpen reflektorisch zu zucken. Die Jungen sind wieder ruhiger geworden.

9³⁷ Uhr. Das ♀ putzt jetzt seine Palpen, macht aber zwischendurch längere Pausen. Bald beginnen etwa zehn Junge erregt hin- und herzulaufen, eines kommt an die Beute, betastet sie kurz mit einem Vorderbein und läuft wieder zurück.

9³⁸ Uhr. Das ♀ geht wieder zum Mehlwurm und beißt hinein.

9³⁹ Uhr. Der Versuch, die Beute am Kopf einzuziehen, mißlingt, weil deren Hinterende in einer Fadenschlinge hängt. Das ♀ erfaßt daraufhin das Hinterende, nachdem es mit den Palpen eine günstige Bißstelle getastet hat. Als der Beutetransport auch auf diese Weise nicht gelingt, beißt es abermals in den Kopf und speichelt ein. Die Jungen werden wieder ruhiger, drei laufen noch auf dem Röhrenboden, aber keines kommt zur Röhrenmündung.

9⁴⁴ Uhr. Das ♀ stellt sich längsseits neben die Beute, läßt das linke Bein III auf ihr liegen und beginnt sich zu putzen. Als bald laufen sieben Junge im Wohnraum sehr erregt umher, aber keines kommt zur Mutter.

9⁴⁵ Uhr. Wieder will das ♀ den Mehlwurm einholen und beginnt abermals hinter seinem Kopf zu zerren. Als es das Hindernis am anderen Ende bemerkt, beißt es dort die Fadenschlinge durch, läßt die befreite Beute jedoch liegen, geht leicht spinnend durch die Wohnröhre, dann zurück zur Beute, beißt kurz in sie hinein, begibt sich daraufhin (wieder spinnend) 3 cm aufs Tapetum, bleibt dort kurz stehen und zittert vorübergehend am ganzen Körper. Anschließend kehrt es in die Wohnröhre zurück, kontrolliert ein Junges, das von der Röhrenmündung schnell einwärts gelaufen ist, mit einem heftigen Seitwärtssprung, worauf sämtliche Jungen augenblicklich regungslos verharren. Erst als das kontrollierte Geschwister wieder weiterläuft, beginnen auch drei andere, 2 cm entfernte Junge umherzulaufen. (Gleich anschließend begibt sich die Mutter wieder zur Beute, zieht sie in den Anfangsteil der Wohnröhre und beginnt daran zu saugen. Sie saugt mit kurzen Unterbrechungen, ohne ihren Standort oder die Lage der Beute zu verändern, bis 11⁴⁵ Uhr. Während dieser 1³/₄ Std bleiben die Jungen in der Kinderstube auf einem Haufen beisammen und verhalten sich recht ruhig.

11⁴⁵ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, setzt sich 1 cm neben sie und putzt sich ausgiebig Palpen und Beine. Als bald bemächtigt sich eine starke Erregung

der Jungen. Nach kurzer Zeit laufen 14 Stück in der Wohnröhre herum. Die Erregung pflanzt sich schnell fort, und bald sind etwa 30 unterwegs, aber keines geht an die Beute, die ihr Hinterende ab und zu noch etwas bewegt. Einige Junge laufen an ihr vorbei. Ab 12¹⁰ Uhr geht das ♂ wieder an die Beute und saugt fast pausenlos bis 18 Uhr, wobei es ein großes Loch in diese hineinbeißt und ihren Chitinpanzer weitgehend leerfrisst. Kein Junges ist während dieser Zeit herbeikommen und hat ein Nahrungsbedürfnis gezeigt.

Beispiel b. In der vorhergehenden Nacht, während der alle Jungen ihre erste Häutung außerhalb des Eikokons vollzogen haben, hat das ♀ rege gesponnen und den vorher ziemlich kleinen Fangteil des Netzes auf den gesamten Käfigraum ausgedehnt.

14²⁵ Uhr. Ein Mehlwurm, der im Abstand von 5 cm von der Röhrenmündung aufs Netz gegeben worden ist, wird augenblicklich scharf angegriffen, ohne vorhergehende kurze Bisse in der Körpermitte definitiv gefaßt und in die Röhre gezerrt. Noch während des Lähmungsbisses kommen einzelne Junge, als die Bewegungen des Opfers erlahmen, etwas näher, fliehen aber vor den starken Netzerschütterungen, die durch abermalige Krümmungen der Beute verursacht werden, in die Kinderstube zurück und bleiben still sitzen.

14³¹ Uhr. Der Mehlwurm ist weitgehend gelähmt, das ♀ lockert eine Chelicerenklaue und beginnt einzuspeicheln. Einige Junge beginnen daraufhin in der Kinderstube ein wenig hin- und herzulaufen.

14⁴⁵ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, stellt sich neben sie und putzt die Palpen. Wie auf ein Alarmsignal hin schwärmt ein großer Teil der Jungen aus der Kinderstube aus und läuft richtungslos in der Wohnröhre umher.

14⁴⁹ Uhr. Das ♀ stellt die Putzbewegungen ein, beißt nochmals kurz in die Beute und spinnt dann zweimal über sie hinweg. Immer mehr Junge finden nun die Beute und beginnen daran zu saugen.

14⁵² Uhr. Die Mutter will nach kurzem Putzen wieder an den Mehlwurm gehen, tastet aber mit den Vorderbeinen einige Junge. Sie drängt diese sanft beiseite, trägt die Beute in einen anderen Teil der Röhre und saugt daran. Einzelne Junge bleiben während des Transportes auf der Beute, die anderen schwärmen umher, bis sie die Nahrung wiederfinden. Die Mutter läßt sich zunächst bei ihrem Mahle nicht stören und knetet die Beute etwas mit den Cheliceren, wobei ihr eigener Körper in leichte, rhythmische Schwingungen versetzt wird. Immer größer wird nun die Zahl der herbeikommenden Jungen; die einen finden die Nahrung gleich, andere stoßen auf die Mutter und bestreichen mit den Vorderbeinen deren Palpen oder Beine. Ab und zu schüttelt die Mutter wie gekitzelt ein Bein, und wenn ihr die Belästigung zuviel wird, zuckt sie mit dem ganzen Körper, worauf das Gekrabbel der Jungen augenblicklich aufhört, jedoch nur für die Dauer von einigen Sekunden.

15⁰¹ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, als ihm die auf die Beute gekletterten Jungen fast den Kopf verdecken, geht beiseite und bleibt regungslos sitzen.

15⁰³ Uhr. Das ♀ kommt wieder zur Beute, drängt mit leichten, scharrenden Bewegungen der Vorderbeine die dichte Traube der Jungen teilweise beiseite und beißt an der freigemachten Stelle in den Mehlwurm.

15⁰⁸ Uhr. Von den Jungen stark belästigt, läßt das ♀ von der Beute wieder ab, geht ein Stück zurück, bleibt abgewandt sitzen, kommt aber schon nach 1 min wieder heran, macht vor der Beute kehrt und geht — einen Faden spinnend — zurück.

15¹⁰ Uhr. Nach einer weiteren Minute zieht es den Mehlwurm mit dem daranhängenden Teil der Brut in einen dunklen Winkel der Wohnung, läßt ihn dort liegen, bleibt abseits stehen und kümmert sich lange nicht mehr darum.

15³⁰ Uhr. Erst jetzt begibt es sich wieder zur Beute, hält ein Vorderbein leicht tastend über die saugenden und strampelnden Jungen und geht wieder weg.

16⁰⁵ Uhr. Auf Nadelzupfen dicht neben der Beute springt die Mutter sofort herbei und wartet, ohne die Jungen oder die Beute zu betasten, auf weitere Störungen. Ein aufs Tapetum gesetzter Carabide wird augenblicklich scharf angegriffen, getötet, eingetragen und, als während der Einspeichelung einige Junge herbeikommen, diesen überlassen.

Die beiden ausgewählten Beispiele zeigen den oft zu beobachtenden Unterschied im Verhalten desselben ♀ bei der Futtergabe, der in Zusammenhang mit dem Alter und dem Nahrungsbedürfnis der Jungen steht. Bei den ersten Nahrungsaufnahmen müssen die Jungen ihrer Mutter die Beute scheinbar regelrecht abjagen. Spätestens nach der zweiten Häutung aber tritt sie die Mutter immer leichter und selbstverständlicher ab und macht auch nachher keine Anstalten mehr, sie den Jungen wieder wegzunehmen, wie dies in dem geschilderten Falle b so offensichtlich war. Und das Bemerkenswerte ist, daß die Beute mitunter sogar dann schon verlassen wird, wenn die alarmierten Jungen noch gar nicht in unmittelbare Nähe der Mutter gekommen sind. Die Instinkthandlung scheint inzwischen gereift zu sein.

Da also größere Beute im einen Falle erst nach besonderer Aufdringlichkeit der Jungen freigegeben wird, im anderen Falle schon vorher, war mir der Auslösemechanismus längere Zeit recht unklar. Eine Antwort auf die Frage, ob die durch den Jungenlauf verursachten Netzerschütterungen (wie es zunächst schien) den Schlüsselreiz darstellen, ließ sich erst durch das Studium der zweiten Fütterungsweise, nämlich der *Abgabe von kleinen Beuteobjekten* finden. Auch hierbei handelt es sich lediglich um eine Überlassung, nicht um eine (auf ein Junges gerichtete) Verabreichung; aber da die „Bissen“ aus den Cheliceren der Mutter an einzelne Junge abgegeben werden, wirkt diese Fütterungsart etwas „persönlicher“. Sie läßt sich mit Regelmäßigkeit herbeiführen, wenn man, anstatt die ganze Familie mit größerer Beute zu sättigen, nur der Spinnenmutter ein kleines Nahrungsstück, beispielsweise etwas Insekten-Fettkörper oder ein Ei aus dem Ovidukt eines Mehlkäfers verabreicht. Jedes *Coelotes*-♀ nimmt einen solchen Bissen, wenn er ihm an langer Nadel ohne vorherige Netzberührung (!) zwischen die Cheliceren gesteckt wird, ohne sichtliche Beunruhigung und ohne sich von der Stelle zu bewegen, entgegen und beginnt sogleich mit der Einspeichelung. Hier erkennt man nun deutlich, daß die Saugphase nicht gehemmt ist; denn der Bissen wird immer kleiner und würde schließlich ganz aufgesogen. Aber dazu kommt es selten; denn nach wenigen Minuten Einspeichelungs- und Saugtätigkeit der Mutter eilt plötzlich ein hungriges Junges herbei und holt sich den Bissen. Dabei *bettelt* es die Mutter richtig an. Es bestreicht mit Vorderbeinen und Palpen (seltener nur mit einem von beiden) einige Male schnell die Cheliceren, Palpen oder

ein Bein der Mutter (Abb. 14), worauf diese die Nahrung abgibt. Die Abgabe erfolgt gelegentlich durch Fallenlassen, vor allem dann, wenn das Junge nicht sogleich zu den Cheliceren und damit zum Futter strebt, sondern an irgendeinem Bein oder am Abdomen der Mutter intensiv bettelt. Sobald der Bissen auf dem Röhrenboden liegt, deckt ihn das Junge, indem es sich mit dem Vorderkörper über ihn stellt und der Mutter den Hinterleib zukehrt (Abb. 15). Diese vergewissert sich mitunter der Artzugehörigkeit des Abnehmers, indem sie mit beiden Palpensein-Abdomen betastet (Abb. 15 und 16). Dann trägt das Junge seine Beute schleunigst in ein Versteck. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber nehmen sich die Jungen das Futter aus den mütterlichen Cheliceren, wobei sie mit streichelnd-tastenden Bewegungen an den Palpen oder Cheliceren der Mutter hochstreben und ihren Vorderkörper so weit heben, bis sie die Nahrung mit ihren Cheliceren direkt ergreifen können. Nicht selten



Abb. 14. Im Wohnraum des Netzes bettelt ein Junges seine Mutter durch Bestreichen ihres Beines um Futter an. Sie hält Mehlwurmdarm zwischen den Cheliceren, von dem ein Stück herabhängt. Ihre Schrägstellung an der Netzwand erweckt den Anschein, als würde sie dem Jungen ausweichen. In Wirklichkeit aber hatte sie diese schon vorher beim Ziehen an dem verabreichten Darm eingenommen

stehen sie — auf die Mutter gestützt — fast senkrecht vor ihr (Abb. 17). Ihre Hinterbeine bleiben auf dem Netz. Ein Wegschlagen oder Erfassen des Futters mit den Vorderbeinen wurde nicht beobachtet. Das Abbetteln geht ziemlich schnell vor sich und wird von den Jungen gleichsam „im Vorbeigehen“ besorgt. In manchen Fällen, insbesondere bei älteren Jungen, sieht man überhaupt kein richtiges Betteln. Sie laufen dreist auf die Mutter zu und nehmen sich, was diese zwischen den Cheliceren hält. Das sieht dann ganz nach Diebstahl aus. Eine kurze Berührung mit den Vorderbeinen bei der Aufrichtung des Körpers, die sogar eine streichelnde Bewegung gewesen sein kann, aber wegen der Schnelligkeit der Vorgänge nicht zu erkennen war, mag als Schlüsselreiz genügt haben. Die Mutter reagiert auch hierauf nur mit leichtem Öffnen der Cheliceren oder -klauen und bewegt sich nicht von der Stelle. Eine eindeutige Hinwendung zu einem seitlich bettelnden Jungen, um ihm das Futter zu verabreichen oder es ihm wenigstens direkt vor die Füße zu werfen, habe ich in keinem Falle

gesehen. Die Mutter steht steif und gleichsam unbeteiligt da, und gerade in diesem Gebaren offenbart sich das Mechanische dieses Auslösevorganges (der ethologische Begriff paßt hier außerdem buchstäblich genau auf den Vorgang) mit einer fast erschreckenden Deutlichkeit. Auf die Bettelbewegungen hin öffnen sich die Cheliceren der Spinnenmutter, und der Nahrungsbrocken wird freigegeben. Wohin dieser fällt und ob ihn das bettelnde Junge auch wirklich erwischt, interessiert die Mutter nicht weiter. Dieser Auslösemechanismus funktioniert mit

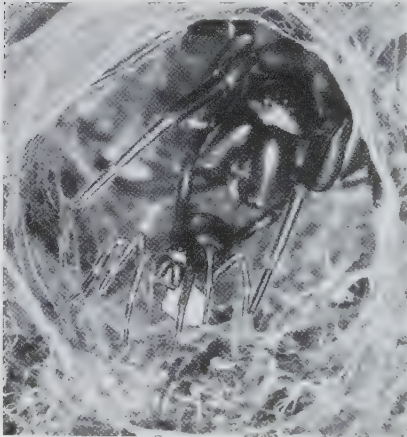


Abb. 15



Abb. 16

Abb. 15. Ein Junges deckt das abgebettelte Futter — ein Stück weißen Fettkörper — vor seiner Mutter und wird von ihr zur Kontrolle mit beiden Palpen am Abdomen betastet

Abb. 16. Ein anderes Junges macht es bei derselben Mutter ebenso wie das auf Abb. 15 und wird ebenfalls betastet

erstaunlicher Zuverlässigkeit. Eine Verweigerung der Nahrung kommt nur unter ganz besonderen Umständen vor, die noch besprochen werden. In jedem Falle suchen die Jungen abgebetteltes Futter in Sicherheit zu bringen. Ein länger dauerndes Fressen vor der Mutter oder gemeinsam mit ihr, wie es bei großen Beutestücken zeitweise der Fall ist, konnte ich bei kleinen nicht beobachten.

Nach den Nahrungsresten zu schließen, dürften solche kleinen Beuteobjekte in freier Natur hauptsächlich aus Dipteren und Ameisen bestehen. Ein regelrechtes Zerwirken großer Beutetiere mit anschließender stückweiser Verteilung an die Jungen, was ein Zeichen einer ausgeprägten Nahrungsfürsorge wäre, habe ich bei keinem ♀ beobachtet. Wohl werden Käfer schon gleich bei Abtötung und erster Einspeichelung zwischen Thorax und Abdomen durchgetrennt und die Hälften anschließend nochmals gesondert eingespeichelt; auch Larven zerfallen durch später wiederholte Bisse (wenn die Mutter nach ihrer Abgabe

an die Jungen wieder zu ihnen zurückkehrt) und durch die Wirksamkeit des Verdauungssaftes gelegentlich in zwei oder drei Teile; aber von einem planmäßigen Herausreißen von Beutestücken, die dann an bettelnde Junge abgegeben würden, kann dabei nicht die Rede sein.

Die *Bettelbewegungen* sind sowohl hinsichtlich Streichart als auch Streichort sehr variabel. Es ist offenbar gleichgültig, welcher Körperteil der Mutter bestrichen wird. Gewöhnlich gehen die Jungen von der Seite und etwas von vorne an die Cheliceren der Mutter heran, seltener kommen sie direkt von vorne. In diesen Fällen bestreichen sie meist nur die Cheliceren, in jenen nur einen Palpus oder Palpus und Chelicere. Manchmal beginnen sie ihre Bettelbewegungen an einem Vorderbein der Mutter und setzen sie dann noch kurz an einem Palpus fort. Sitzt die Mutter (wie meist) nach auswärts gewandt in einem Röhrenschinkel, kommen die Jungen von hinten (aus der Kinderstube) auf sie zugelaufen. Sie rennen dann seitlich, auf dem unteren Teil der Röhrenwand, an ihr vorbei, bis sie sich in Höhe ihrer Cheliceren befinden, denen sie sich dann

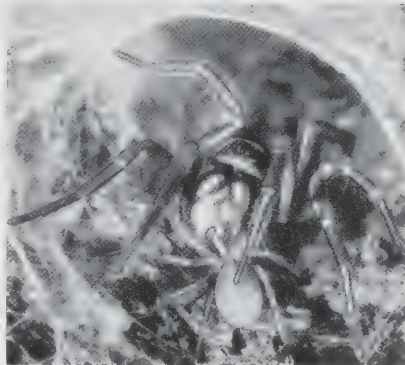


Abb. 17. Dieses Junge wartet gar nicht ab, bis seine Mutter das Futter fallen läßt, sondern strebt an ihr hoch, bis es dieses ergreifen kann. Sie überläßt es ihm dann. Hier kontrolliert sie das Junge vorher noch durch Auflegen eines Vorderbeins

zuwenden; oder sie schliefen unter ihr Abdomen, und die Mutter erleichtert dies durch sofortiges Hochheben ihres Hinterleibes oder durch Hochrecken auf den Beinen. Aber nur selten laufen die Jungen unter der Mutter weiter bis zu ihrem Mund vor, sondern gehen etwa im Bereich der Epigyne seitlich zwischen den mütterlichen Beinen heraus, um sich dann von der Seite oder schräg von vorne ihren Cheliceren zuzuwenden. Oft rennen sie zuerst einige Zentimeter an der Mutter vorbei in Richtung zur Röhrenmündung, kehren dann wieder um und betteln sie auf dem Rückwege an. Mehrere Male wurde auch beobachtet, wie Junge nur ein Hinterbein der Mutter, die Seite ihres Abdomens oder ihre Spinnwarzen streichelten, worauf sie die Beute fallen ließ.

In ihren ersten Lebenstagen werden die Jungen auf größere Entfernung durch die beim Saugakt (Pharynxpumpe!) verursachten Schwingungsreize, auf kürzere wahrscheinlich auch durch chemische Reize (vgl. S. 481) auf diese Futterquelle aufmerksam und betteln ihre Mutter nur dann an, wenn sie Futter hat. Bei älteren Jungen aber spielt auch die Erfahrung eine große Rolle. Beobachtet man eine völlig ungestörte

Brut mit älteren Jungen mehrere Stunden lang, dann bietet sich immer wieder das gleiche, recht idyllische Bild: Einzelne Junge verlassen, wenn sie Hunger haben, in unbestimmten Zeitabständen die Kinderstube, laufen recht zielstrebig zur ruhig lauernden Mutter und betteln sie an, auch wenn diese schon 24 Std lang keine Nahrung mehr in den Klauen gehalten hat. Dann wendet sich die Mutter ab oder geht einige Schritte vorwärts. Auch das zudringlichste Junge wird nicht geschlagen. Sobald ein Junges bettelt, unterbleibt jede Kontrolle; dann besteht für die Mutter kein „Zweifel“. Das leer ausgehende Junge streift dann noch etwas in der Wohnröhre herum und verschwindet schließlich wieder in der Kinderstube. Bald kommt das nächste zur Mutter, um einmal „nachzusehen“, ob sie etwas Genießbares hat. Die Bettelbewegungen leiten sich offensichtlich von Riechbewegungen mit den Palpen und von Tastbewegungen mit den Vorderbeinen ab und sind nur sehr wenig ritualisiert. Sie erinnern übrigens stark an die Vorderbeinbewegungen der ♂♂, mit denen diese beim Paarungsvorspiel den Körper der ♀♀ streicheln. Wenn ein Junges schnell an der Mutter hochstrebt, läßt es sich tatsächlich oft schwer entscheiden, ob seine Bewegungen nun ein spezifisches Betteln im Sinne einer ritualisierten Handlung oder nichts weiter als ein Tasten nach Stützpunkten und Futter sind. Meist unterscheiden sie sich aber durch die betontere Zielstrebigkeit und Sicherheit von entsprechenden Tastbewegungen; und wenn ein Junges nicht sogleich auf das Futter zustrebt, sondern erst intensiv ein Bein der Mutter bestreicht, kommt das Rituelle dieser Bettelbewegungen recht deutlich zum Ausdruck. Ihre Auslöserfunktion beweist die widerspruchslöse Abgabe des Futters.

Imitationen der Bettelbewegungen mit toten Jungen, Spinnenbeinen oder Pinselhaaren haben in keinem Falle zu einer eindeutigen Abgabe des Futters, höchstens zu phobischen oder abwehrenden Reaktionen geführt. Hingegen hat einmal eine Ameise (*Myrmica* spec.) durch Fühlertrillern bei einer *Coelotes*-Mutter eine ganz abnorme Fütterungsreaktion ausgelöst. Diese Einzelbeobachtung ist ebenso kurios wie aufschlußreich. Im Rahmen der schon erwähnten Versuche, die Spinnenjungen durch Ameisen zu ersetzen, wurde eine *Myrmica* zu einer *Coelotes*-Mutter hingelenkt, während diese noch mit dem Einspeicheln eines Mehlwurmes beschäftigt war. Als die Ameise bis auf 1 cm an sie herangekommen war, ließ die Spinne von der Beute ab, stürzte sich mit blitzschnellem Seitwärtssprung auf die Ameise, verfehlte sie beim ersten Biß, suchte ihr Opfer schnell tastend mit den Vorderbeinen, biß es dann einmal kurz und wandte sich wieder ihrer großen Beute zu. Die Ameise blieb nach dem Biß auf Hinterleib und Hinterextremitäten steil aufgerichtet sitzen; sie war nicht tödlich getroffen, sondern zeigte nur eine völlige Lähmung des letzten und eine starke Bewegungs-

einschränkung des mittleren Beinpaares. Sie konnte nicht mehr von der Stelle und tastete mit Antennen und Vorderbeinen hilflos in die Luft. Nach wenigen Minuten ließ die Spinne planmäßig vom Mehlwurm ab, begann umherzuwandern und einige Fäden um die Beute zu spinnen. Dabei begegnete sie wieder der jämmerlich dasitzenden Ameise, die zur Abwehr ihre Mandibeln weit auseinanderspreizte und äußerst lebhaft ihre Antennen und Vorderbeine bewegte. Als *Coelotes* das Opfer betasten wollte, betrillerte die Ameise seinen Palpus mit beiden Antennen und bestrich ihn mit den Vorderbeinen. Die Spinne stutzte einen Augenblick, richtete dann ihren Vorderkörper auf, schob ihre geschlossenen Cheliceren etwas nach vorne, hob sie — während sie einige Schritte auf die Ameise zuing — über diese hinweg und senkte ihre Mundöffnung zum Kopf der Ameise herab. Diese Fütterung aus dem Mund dauerte rund 2 min (!); dann hob die Spinne mit einem Ruck ihren Vorderkörper, drehte sich um und ging in die Röhre. Eine zweite *Myrmica*, der sie anschließend begegnete, wurde mit einem kurzen, aber wirkungsvolleren Biß getötet und liegengelassen. Ob die Spinne einen kleinen Flüssigkeitstropfen austreten ließ und ob die Ameise wirklich geleckt hat, konnte ich nicht erkennen. Jedenfalls behielt die Ameise ihre Mundgliedmaßen während der ganzen Zeit im Bereich der Mundöffnung der Spinne, und ihr Kopf war deshalb weitgehend verdeckt. Daß es sich hierbei wirklich um einen Fütterungsakt seitens der Spinne gehandelt hat, ist unzweifelhaft. Ein derartiges Verhalten hat aber dieses ♀ den eigenen Jungen gegenüber — soweit ich gesehen habe — niemals an den Tag gelegt. Der jähe Bedeutungswandel der Ameise mutet wirklich kurios an. Als die Spinne deren spezifischen Lauferschütterungen wahrnahm, behandelte sie sie als Feind; als aber der Lauf ausgeschaltet war und die Ameise zufällig eine Bettelreaktion vortäuschte, wurde sie als Junges behandelt. Derartige Verhaltensgegensätze dem gleichen Objekt gegenüber kennen wir auch bei anderen Tieren. Das bekannteste Beispiel ist vielleicht die Silbermöve: Für sie hat ihr Nachwuchs nur so lange die Bedeutung von Jungen und wird gefüttert, als er bettelt. Bleibt ein Junges aber bewegungslos, wird es als Beute behandelt (TINBERGEN 1936). Nun ist aber in unserem Falle besonders erstaunlich, daß es der Ameise gelungen ist, eine Fütterungsart auszulösen, die sonst keineswegs üblich ist. Eine Erklärung hierfür kann ich nur in der Annahme finden, daß es sich bei dem heftigen Betrillern um sog. „übernormale“ Bettelbewegungen gehandelt hat. Dieser Fall läßt also auf die Möglichkeit schließen, daß durch besonders intensive Bettelreize auch eine besondere Fütterungsweise ausgelöst werden kann. Vielleicht werden die Bettelbewegungen der Jungen bei sehr starkem Hunger intensiver und wirksamer und veranlassen die Spinnenmutter unter Umständen zur Abgabe körpereigener Nahrungs-

reserve. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß ich darauf besonders geachtet habe; aber eine eindeutige Fütterung aus dem Mund wurde nur bei dieser Ameise, also am falschen Objekt, beobachtet. Zwar krochen Spinnenjunge gelegentlich unter den Vorderkörper ihrer Mutter und wandten sich, durch den Geruch von Nahrungsresten oder Verdauungssaft angelockt, ihrem Munde zu; aber die Mütter duldeten dies nie länger als einige Sekunden; dann hoben sie den Vorderkörper oder drehten sich um. Diese Zeit mag für die Abgabe eines Nahrungstropfens zwar genügen, doch war nie festzustellen, daß ein Junges anschließend mit einem solchen davongerannt wäre. Selbst wenn ein Junges auf diese Weise einmal zu flüssiger Nahrung gekommen sein mag, weil an den Mundgliedmaßen der Mutter noch ein Tröpfchen geblieben war, so vermißte ich doch seitens der Spinnenmutter stets eine eindeutige Darreichung ihres Mundes nach vorheriger Bettelreaktion eines Jungen. Es ist nun freilich auch daran zu denken, daß eine derartige Fütterung nur bei völliger Dunkelheit und Erschütterungsfreiheit sowie bei empfindlichem Nahrungsmangel stattfinden könnte und sich deshalb stets der Beobachtung entzogen hat. Um dieser Möglichkeit nachzugehen, wurden drei Bruten ausgewählt, deren Junge kurz vor der ersten Nahrungsaufnahme standen. Durch diese färbt sich das vorher helle Abdomen dunkel; eine Nahrungsaufnahme kann damit indirekt festgestellt werden. Mehrere Tage hintereinander wurden nun die Spinnenmütter mit größerer Beute gefüttert, durch künstliche Bewegung der Beute zu wiederholtem Zubeiß und ausgedehnter Beschäftigung mit dem Opfer veranlaßt, ihre Jungen aber durch vorsichtiges Zurücktreiben von der Nahrung ferngehalten. Dann wurde die Beute wieder abgenommen und anderntags an der Abdomenfärbung der Jungen kontrolliert, ob während der Nacht eine Fütterung aus dem Mund oder durch Erbrechen von Nahrung stattgefunden hat. Aber das Abdomen der Jungen verfärbte sich erst dann, als die Beute der Brut gelassen worden war. Dieser negative Befund schließt aber nicht aus, daß die Bettelreaktionen älterer Junger intensiver und erfolgreicher sind.

Eine *Futterverweigerung* kommt regelmäßig dann vor, wenn eine *Coelotes*-Mutter kurz nach dem Fang einer kleinen Fremdspinne oder Ameise von einem zufällig vorbeilaufenden Jungen angebettelt wird. Dann wendet sie sich ab oder dreht sich um. Ein Heben des Vorderkörpers und damit ein Wegziehen der Beute unterstreicht die verweigernde Geste. Sie gibt die Beute nicht her, ehe sie sie nicht eine gewisse Zeit in den Klauen hatte. Eine solche Verweigerung wurde nur nach dem Fang *lebender Beute*, niemals nach Verabreichung leblosen Futters beobachtet. Dieses wird sofort abgegeben. Der Grund für die Nahrungsverweigerung ist demnach nicht in einer bestimmten Mindestzeit für die Einspeichelung des Futters, sondern in gewissen Lebens-

zeichen der Beute zu suchen. Einige Minuten später, nachdem das bettelnde Junge gewöhnlich wieder weggelaufen ist, läßt die Mutter die Beute einfach fallen. Dies ist wohl auf eine Nachwirkung des Schlüsselreizes, einen „after-effect“ im Sinne von TINBERGEN (1948, S. 43) zurückzuführen. In der Nahrungsverweigerung kommt keine besondere Vorsicht der Spinnenmutter, sondern lediglich eine Verhaltenseigenart aller Individuen (auch der jungen Tiere) zum Ausdruck, von einer gefangenen Beute auch bei Wahrnehmung weiterer Erschütterungs- oder Berührungsreize erst dann abzulassen, wenn sie ausreichend gelähmt ist. Dank dieses Verhaltens kommen die Jungen nie in Gefahr, von einer wehrhaften Beute gebissen zu werden, und es ist höchst interessant, daß eine phobische Reaktion gegenüber Gefahren, die von einer ungenügend gelähmten Beute ausgehen könnten, im Aktionssystem der Jungspinnen tatsächlich nicht enthalten ist. Man muß eine von Jungen besetzte Beute schon sehr kräftig und stoßweise bewegen, ehe die ganz dem Nahrungsgenuß hingegebenen Kleinen überhaupt „merken“, daß hier Gefahr droht. Die Futterabgabe selbst läßt sich — phylogenetisch betrachtet — als Teilhandlung oder, besser gesagt, als Vorbereitung auf den Angriff verstehen, den das ♀ ursprünglich gegen das belästigende und nahrungsheischende Junge zu führen „beabsichtigt“ hat. Dazu mußte es sich erst der Beute entledigen, um die Cheliceren frei zu haben. An der Endhandlung, am Töten des Jungen, hinderte es nach Erfassung und Prüfung des Störenfrieds der schon besprochene Hemmungsmechanismus. Heute macht sich eine Spinnenmutter nicht mehr die „Mühe“ einer Verfolgung und genaueren Untersuchung, sondern läßt nur die Beute fallen. Diese ursprünglich so unheilverkündende Handlung wurde inzwischen nicht einmal in eine hübsche Geste verwandelt. Inwieweit dabei im Leben des Individuums auch heute noch ein vorhergehender Dressurakt, der im Sinne assoziativen Lernens jede weitere Reaktion auf den Erschütterungsreiz des Jungenlaufes unterbindet, eine Rolle spielt, vermag ich nicht zu sagen. In diese Vorstellung paßt auch die Beobachtung, daß Streichart und Streichort beim Betteln offenbar gleichgültig sind; denn als Störungsursache im ursprünglichen Sinne war es zur Auslösung des Angriffes sicher gleichgültig, welche Körperstelle der Mutter das Junge berührte und in welcher Weise dies geschah. Und da der Auslösemechanismus dank einer ausreichenden Tastempfindlichkeit des ♀ von jeher an allen Körperstellen gleich sicher in Gang gesetzt werden konnte, bestand auch keine Notwendigkeit, die Bettelbewegungen auf bestimmte Reizorte und Reizqualitäten auszurichten. In diesem Zusammenhang war auch zu prüfen, ob ein ♀ seine Beute, an der es saugt, nicht überhaupt aufgibt, sobald es durch irgendeinen Reiz gestört wird. Das ist nicht der Fall, solange der Reiz nicht durch eine vorhergehende Negativdressur eine ausgesprochen

negative Bedeutung erlangt hat. Derartige Versuche wurden mit verschiedenen Kleinspinnen, vor allem aber mit kleinen Ameisen (*Myrmica spec.*, *Lasius niger*) durchgeführt. Erstgenannte waren dazu schlecht zu gebrauchen, weil sie sich nur sehr mühsam zum saugenden *Coelotes* hinlenken und keinesfalls dort halten ließen. Bei letzteren jedoch wird dies — soweit es sich um Nestgenossen handelt — durch eine Verhaltens-eigentümlichkeit erleichtert. Nachdem nämlich einige tote Ameisen in die Nähe der Spinne gelegt worden waren, blieb ein Teil der anschließend dorthin gelenkten Individuen beharrlich bei ihren toten Nestgenossen. lief um diese herum und machte auch Anstalten, diese wegzutragen. Auf diese Weise ließen sich ohne weiteres fünf bis zehn lebende Ameisen (bis zu ihrem baldigen Ende) im Wohnraum des Netzes halten. Auf ihren Rundgängen kamen einzelne der saugenden Spinne sehr nahe und dienten als Imitation der bei der Beute sich einfindenden Jungen. Jedoch machte die Spinne keinerlei Anstalten, den Ameisen ihre Beute zu überlassen, sondern unterbrach, nachdem sie gelegentlich mit Intentionstrippeln ihre Absichten angedeutet hatte, den Saugakt, sprang auf die nächsten Ameisen zu, tötete mehrere hintereinander und wandte sich dann wieder ihrer Beute zu. Die Versuche wurden bei mehreren *Coelotes*-Müttern durchgeführt, und das Endergebnis war immer das gleiche: 10—15 tote oder gelähmte Ameisen lagen rings um die Beute, an welcher die Spinne ihren Einspeichelungsprozeß fortsetzte. Näher gekommene Junge waren teils vor den Ameisen, teils vor der umher-springenden Mutter geflohen. Als sie sich nach eingetretener Ruhe an die Beute wagten, erhielten sie diese. Auch eine Reihe artfremder Kleinspinnen, welche dicht vor verschiedene, an gereichten Bissen saugende *Coelotes*-Mütter gesetzt bzw. an ihrem Sicherungsfaden herab-gelassen worden war, wurde getötet. Damit war die grundsätzliche Frage, ob mit der Nahrungsaufnahme eine so weitgehende Hemmung der Fanghandlung verbunden sei, daß jeder Spinne ein Nahrungs-diebstahl möglich wäre, entschieden verneinend beantwortet. Sehr eigenartig war dabei die Beobachtung, daß die ♀♀ zur Erledigung der Fremdspinnen ihre Bissen meist gar nicht fallen ließen, sondern mit vorgestreckten Cheliceren und ungleich weit geöffneten Klauen zubeissen. Abb. 18 zeigt ein ♀ [übrigens dasselbe, von dem ich vorher Aufnahmen (vgl. Abb. 17, S. 457) von der Nahrungsabgabe an Junge gemacht hatte] kurz nach der Tötung einer kleinen Salticide. Über dem Kopf des Opfers ist das rundliche Stück hellen Fettkörpers zu sehen, welches das ♀ zwischen den Cheliceren behalten hatte. Diese Beobachtung steht nicht im Widerspruch zu der oben angegebenen Deutung der Futterabgabe: denn vorher erbeutete Kleintiere, die ja gewöhnlich auch größer und sparriger sind als die gereichten Bissen, werden vor dem Biß in der Regel fallen gelassen. Hingegen ließ sich bei einigen Spinnenmüttern

mit Hilfe eines Vibrationsreizes, den positiv zu beantworten ihnen adressiert worden war, eine der Nahrungsabgabe sehr ähnliche Reaktion erzielen. Dazu wurde vorher eine sinusförmige Schwingung um 100 Hz mit stärkerer Amplitude über die Vibrationsnadel in kurzen Intervallen aufs Tapetum übertragen. Jedesmal, wenn die Versuchstiere angriffen, ließ ich sie zuerst durch Bisse auf die Vibrationsnadel Erfahrungen sammeln und blies sie dann außerdem noch heftig zurück. Nachdem sie auch nach einer Pause von wenigen Minuten auf diesen Reiz nicht mehr ansprachen, wiederholte ich ihn noch mehrmals im Verteidigungsbereich des Netzes. Es war notwendig, die Reaktion darauf so wirkungsvoll abzudressieren, daß seine Bedeutung nicht durch das anschließende Angebot eines positiven Beutereizes „aufgehoben“ wurde. Kurz darauf legte ich einen lebenden Mehlwurm vor die Röhrenmündung. Von 16 dressierten Individuen griffen ihn elf an, die restlichen fünf reagierten auch hierauf noch nicht. Sobald die Tiere mit dem Einspeicheln der Beute beschäftigt waren, hielt ich die vibrierende Nadel in den Anfangsteil der Wohnröhre. Acht von ihnen ließen daraufhin spontan von der Beute ab (drei davon blieben bei ihr stehen, fünf zogen sich 2—3 cm zurück), drei

aber griffen trotzdem wieder an, eines davon wenigstens teilweise. 15—65 min nach eingetretener Ruhe gingen sie wieder an die Beute. Außer diesen Versuchen wurde wiederholt beobachtet, daß ♀♀ von ihrer Beute abließen, wenn sie die Sendung eines Käferlaufs oder dergleichen wahrnahmen, aber nicht angriffen.

Studiert man nun nach Kenntnis des bei der Abgabe kleiner Nahrungsobjekte so eindeutigen *Auslösemechanismus* das beiderseitige Verhalten *bei großen Beuteobjekten*, so erkennt man, daß deren Überlassung größtenteils auf demselben Mechanismus beruht. Auch hier läßt sich in der Regel die Bettelreaktion irgendeines Jungen feststellen, die nur nicht so auffällt wie bei der „Einzelbedienung“. Man behält zunächst das Gros der Jungen im Auge und übersieht dabei leicht, daß ein herankommendes, vielleicht halb verdecktes Junges auf der Suche nach Beute „im Vorbeigehen“ ein Bein der Mutter betastet. Deutlicher ist der Auslösevorgang dann zu erkennen, wenn sich Junge (wie dies oft

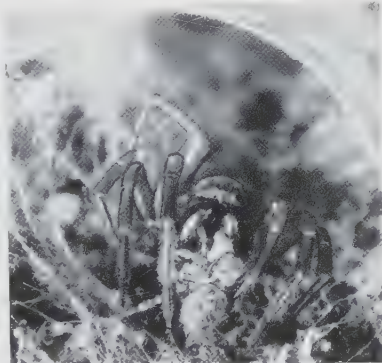


Abb. 18. Gleiches ♀, gleicher Netzort wie auf Abb. 17. Einer Springspinne von Jungengröße, die ich zur Vortäuschung eines Bettelverhaltens vorsichtig auf das ♀ zugetrieben hatte, wurde nicht das Futter überlassen, das über ihrem Cephalothorax sichtbar ist, sondern der Garaus gemacht

geschieht) nach Erkletterung der Beute zu der noch einspeichelnden Mutter begeben und ihren Kopf oder ihre Cheliceren betasten und wenn diese dann abläßt (Abb. 19). Der Bettelerfolg bei großer Beute ist aber vor allem aus folgenden Gründen nicht so augenfällig und unmittelbar: Einmal besteht ein grundsätzlicher formaler Unterschied bei der Futterabgabe: große Beute wird nach dem Eintragen immer abgelegt und nicht wie kleine erhoben zwischen den Cheliceren gehalten; sie wird deshalb verlassen und nicht fallen gelassen. Zum anderen macht sich das Phänomen der Reiznachwirkung, das oben unter „Nahrungs-

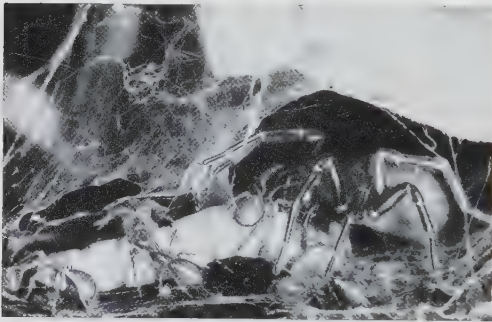


Abb. 19. Auch an großer Beute betteln die Jungen ihre Mutter an und erreichen dadurch eine vollständige Überlassung derselben. Hier wird die Mutter gerade von dem vor ihr auf dem Mehlwurm sitzenden Jungen bestrichen. Das Junge links davon hat, wie das mitunter zu sehen ist, alle Beine bis auf ein linkes hochgezogen und hält sich hauptsächlich mit den Cheliceren fest

verweigerung“ beschrieben worden ist, stärker bemerkbar. Große Beutetiere geben längere Lebenszeichen. Die unmittelbare Wirkung beobachteter Bettelbewegungen bleibt deshalb oft aus. Daß es sich hier um den prinzipiell gleichen Auslösevorgang handelt, scheint mir die Tatsache zu beweisen, daß auch ein langer Mehlwurm vom ♀ abgegeben, d. h. verlassen wird, obwohl keinerlei Notwendigkeit hierzu besteht:

denn an ihm hätte unter Umständen die ganze Familie gleichzeitig Platz, und die Jungen lassen sich durch die Anwesenheit der Mutter in keiner Weise vom Beutebesuch oder von der Mahlzeit abhalten. Die meisten von ihnen kümmern sich auch gar nicht um sie, sondern beginnen an irgendeiner freien Beutestelle mit der Nahrungsaufnahme, und nur wenige betteln sie überhaupt an. Einzelne aber streben zwischen durch (auch wenn andere Stellen noch unbesetzt sind) gerade dorthin, wo die Mutter noch saugt, und führen dabei wiederholte Bettelbewegungen aus. Ihr Appetit auf die von der Mutter besetzte Stelle erklärt sich wahrscheinlich aus der geruchlichen (!) Wahrnehmung ihres Verdauungssaftes (vgl. S. 481). Ist die Futterabgabe als Reaktion auf Berührungsreize auch die Regel, so konnte ich mich bei älteren Bruten doch wiederholt davon überzeugen, daß verschiedene Mütter ihre große Beute auch ohne vorherige Berührung durch Junge verließen. In solchen Fällen können nur die Netzerschütterungen der umherlaufenden Jungen den Schlüsselreiz hergegeben haben, und es ist wahrscheinlich, daß seitens

dieser Mütter ein assoziatives Lernen im Sinne von THORPE (1951) vorgelegen hat, durch das der Erschütterungsreiz den Bettelreiz erfahrungsgemäß „erwarten“ ließ. Daß diese Mütter ohnedies die Beute verlassen hätten, ist in Anbetracht der Kürze ihres Saugaktes unwahrscheinlich, aber nicht ausgeschlossen.

Die Abb. 20 zeigt Junge an großer Beute. Zur besseren Übersicht wurde eine Aufnahme gewählt, auf der erst wenige Junge zu sehen sind. Später hängen sie in dichter Traube daran. Davon habe ich gute Farbaufnahmen. Auf Schwarz-Weiß-Bildern aber heben sich die gedrängt sitzenden Kleinen zu wenig ab. Bemerkenswert ist, daß die Jungen nicht, wie man erwarten sollte, vornehmlich den Bißstellen zustreben. Diese sind ihnen, wenigstens kurz nach der Einspeichelung, zu feucht. Auch an herausgequollenen Fettkörper gehen sie, wie ich beobachtet und im Wahlversuch geprüft habe, nur ungern. Ist er da-

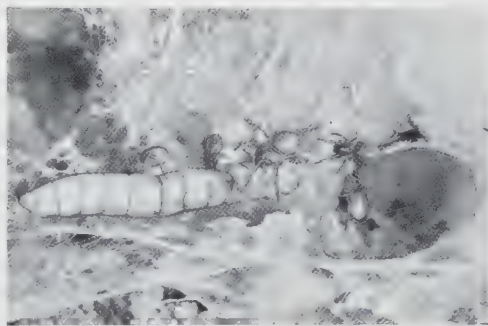


Abb. 20. Hier kommen die Jungen hintereinander an einen abgelegten Mehlwurm und beginnen an dessen Intersegmentalhäuten zu saugen

gegen auf Fließpapier dünn ausgestrichen, das seine Flüssigkeit aufsaugt, entspricht ihnen seine Konsistenz. An der Beute bevorzugen sie sehr deutlich die verhältnismäßig trockenen Intersegmentalhäute (wie Abb. 20 erkennen läßt) und die Wundränder. Eine Intersegmentalhaut braucht gar nicht verletzt, die Beute also nicht geöffnet zu sein; allein durch den Turgeszenzschwund ist ihnen die Nahrungsquelle schon genügend zugänglich. Ist die Beute durch das Beobachtungsfenster in der Röhrenwand beleuchtet (bei Tage stärker belichtet), wagen sich nur wenige und wahrscheinlich nur die hungrigsten Jungen an sie. Erst nach Abkehr dieser Käfigseite von der Lichtquelle kommen alle anderen. Bis sie sich fast alle an der „Tafel“ eingefunden haben, vergehen (je nach Hunger und Störungen) 1—3 Std. Einzelne, die schon satt oder frischgehäutet sind, bleiben fast stets in der Kinderstube zurück. Sind die Jungen aber einmal bei der Mahlzeit, lassen sie sich auch durch starke Belichtung nicht vertreiben.

Der durch die Anwesenheit von Jungen immer wieder hervorgerufene Erschütterungsreiz kann bei den ♀ einerseits die eben erwähnte gelegentliche Hemmung der Nahrungsaufnahme bewirken; andererseits ist sehr regelmäßig eine stimulierende Wirkung zu erkennen.

Hand in Hand mit einer Steigerung des Erregungszustandes, die sich in Zeichen allgemeiner „Nervosität“ (z. B. in öfter wiederholten Rundgängen, in Gliederzucken oder Körperzittern) ausdrückt, hebt sich der Aktualspegel. Eine Erhöhung der Handlungsbereitschaft macht sich stets deutlich in den beiden Haupttätigkeitsbereichen Netzbau und Beutefang, die ohnedies in engem Zusammenhang stehen, bemerkbar. Von Ausnahmen abgesehen, brauchen die *Coelotes*-♀♀ (ohne Junge) mehrere Tage, bis sie ein einigermaßen ausgebautes Netz fertiggestellt haben, und noch nach Wochen kann dessen Fangteil sehr beschränkt sein und den zur Verfügung stehenden Käfigraum unausgenützt lassen. Sobald aber die Jungen geschlüpft sind — gewöhnlich erst während der ersten Häutung — erweitern und verdichten auch die „säumigen“ ♀♀ ihr Netztapetum auffallend stark. Dies kann während einer Nacht geschehen und fällt dann besonders auf, kann sich aber auch über zwei oder drei Nächte hinziehen. Besonders eindrucksvoll zeigt sich der unterschiedliche Eifer, wenn frisch gefangene *Coelotes*-Mütter in neue Käfige gesetzt werden und wenn dabei den einen Individuen ein Teil ihrer Jungen (soweit man ihrer eben habhaft wurde) belassen, den anderen sämtlicher Nachwuchs genommen wird. Erstere gehen schon in der folgenden Nacht an den Netzbau und arbeiten dabei sehr rasch: letztere fühlen sich dazu in der Regel erst nach Tagen veranlaßt. Dieser Verhaltensunterschied war mir öfters aufgefallen. Um mich aber dessen nochmals zu vergewissern, setzte ich von Frischfängen aus dem gleichen Biotop noch am Fangtage fünf ♀♀ mit je 5—15 eigenen Jungen und ebenso viele ♀♀ ohne ihre Jungen in gleichartig ausgestattete Käfige. Anderntags hatten sämtliche ♀♀ mit Jungen eine Wohnröhre und ein mehr oder minder umfangreiches Tapetum hergestellt, allerdings noch in recht dünner Ausführung. Von den ihres Nachwuchses beraubten Tieren hatten vier lediglich ein Fadenband entlang der Käfigwände gezogen, und nur eines hatte mit der Herstellung einer Wohnröhre begonnen. Welche Mindestzahl von Jungen zur Anregung der Spinn-tätigkeit notwendig ist, habe ich nicht untersucht. Da alle Tiere in frisch hergerichtete, netzfreie Käfige gesetzt worden waren, dürfte die stimulierende Wirkung nicht allein von Netzerschütterungen, die ja frühestens nach Herstellung eines „Laufteppichs“ zustande gekommen sein konnten, sondern auch (und wahrscheinlich sogar in erster Linie) von Berührungsreizen durch die um die Mutter sich drängenden Jungen (vgl. S. 485) ausgegangen sein. Die Bereitschaft zum Beutefang ist bei Müttern mit Jungen deutlich höher und anhaltender als bei gleich-alterigen ♀♀ ohne Brut und bei jüngeren Individuen. Ist ein Einzeltier an einem Mehlwurm gesättigt, macht es sich nicht so schnell daran, auch einen Käfer zu überwältigen. Eine fütternde *Coelotes*-Mutter aber nimmt am gleichen Tage und bald nach dem Fang einer Käferlarve

auch den Kampf mit einem Käfer und unter Umständen noch mit einem zweiten auf, obwohl sie selbst ein solches Nahrungsquantum keineswegs benötigen würde. Auch wird ein Kampf mit großen und wehrhaften Käfern von ihnen viel verbissener geführt. Die unterschiedliche Reaktionslage bei Müttern und Nichtmüttern drückt sich aber nicht nur in Beutequantum und Beutegröße, sondern auch in der kürzeren Dauer und stärkeren Wirksamkeit des Lähmungsbisses aus. Erforderliche Nachbisse erfolgen in kürzerem Abstand. Ich nehme an, daß sie — ihrem Erregungszustand entsprechend — eine größere Giftmenge injizieren. In Einzelfällen waren große und aktive Mehlwürmer schon nach 5 min völlig bewegungslos. Die anderen Individuen lassen ihre Opfer anscheinend gerne etwas zappeln und schränken deren Bewegungsfähigkeit zunächst nur so weit ein, daß sie ihnen nicht mehr entkommen können. Auffallend ist auch, daß die Bereitschaft der Mütter zum Beutefang in direktem Verhältnis zum Hunger der Jungen steht. Es liegt nahe, darin einen Zusammenhang mit dem ebensogroßen Hunger der Mutter zu sehen und ganz allgemein ihre immerwährende „Unersättlichkeit“ auf die Reduktion ihrer Nahrungsaufnahme zugunsten der Jungen zurückzuführen. Inwieweit dies zutrifft, ließ sich nicht feststellen. Versuche, die darauf abzielten, einige Spinnenmütter durch direkte Verabreichung kleiner Nahrungsstücke völlig abzusättigen, während die Jungen hungrig bleiben sollten, endeten damit, daß wiederum die Jungen gefüttert wurden: Sie bettelten das Futter ab. Eine Isolation der ♀ aber hätte wegen der unvermeidlichen Störung und der damit verbundenen Reaktionsminderung zu Fehlschlüssen führen können. Ich bezweifle, ob der Hungerzustand der Spinnenmutter als Erklärung für diese Erscheinungen ausreicht, und bin der Ansicht, daß diese vielmehr auf ihren besonderen Erregungszustand zurückzuführen sind. Je hungriger die Jungen sind, desto mehr beunruhigen oder belästigen sie ihre Mutter durch Umherlaufen oder direktes Anbetteln. Es ist zu bedenken, daß auch die Mütter trotz baldiger Nahrungsabgabe noch zu ihrem Teil kommen können, zumal Spinnen allgemein in diesem Entwicklungsstadium nur noch wenig Nahrung benötigen. Die ♀ zahlreicher Arten fressen nach der Eiablage gar nichts mehr. Daß die *Coelotes*-♀ nach dieser überhaupt noch Nahrung zu sich nehmen, ist zusammen mit ihrer Lebensdauer eine bemerkenswerte biologische Eigenart, die eine Voraussetzung für die Entstehung dieser Brutpflege bildete. Trennt man die Mütter von ihren Jungen, nimmt ihre Bereitschaft zum Beutefang auffallend stark ab. Sie trauern gleichsam. Umgekehrt aber wird ein wochenlang isoliertes ♀, das nur ein kümmerliches Netz angelegt hatte und wenig fraß, schnell reaktiviert, wenn ihm einige Junge, auch solche von einer fremden Brut, beigegeben werden.

Bei der bisherigen Schilderung wurde die Verhaltensnorm ins Auge gefaßt. Ich konnte aber auch einige sehr überraschende *individuelle Variationen im Fütterungsverhalten* der *Coelotes*-Mütter beobachten, von denen hier nur die interessantesten mitgeteilt werden. Im Rahmen meiner Versuche mit anderen Spinnenarten (1959) wurden Hunderte von netzfremden Individuen aus den verschiedensten Familien von *Coelotes*-Müttern totgebissen. Die ♀♀ trugen ihre Opfer ein, überließen sie den Jungen oder ließen sich kleinere Arten aus den Cheliceren nehmen. Ein ♀ aber bildete eine Ausnahme und verhielt sich so, als wäre es zu der „Überzeugung“ gekommen, daß Spinnen nicht die geeignete Nahrung für seine Jungen seien. Die Versuche erstreckten sich über mehrere Tage, und täglich wurde dieses ♀ — mit ganz anderer Fragestellung — dazu veranlaßt, vier bis acht Fremdspinnen zu töten. Von dieser Beute ließ es sich aber täglich höchstens ein Stück, in der Regel das erste der Reihe abbetteln. Alle folgenden schaffte es kurz nach dem Biß beiseite. Dazu hatte es zuerst eine netzfreie Käfigecke außerhalb der Wohnröhre ausersehen. Dort lagen dann die Spinnenleichen, und kein Junges fand zu ihnen. Aber sobald das ♀ bemerkt hatte, daß auf der gegenüberliegenden Seite zur Einführung der Vibrationsnadel eine Käfigwand heruntergeklappt war, trug es hinfort alle Spinnenleichen, nachdem es sie zuerst in die Wohnröhre getragen hatte, wieder hinaus, beförderte sie über das ganze Tapetum hinweg und warf sie an der offenen Seite hinaus. Dabei trat es dicht an die freie Kante des Käfigbodens heran und ließ die Leichen mit wegschleudernden Bewegungen der Palpen in die Tiefe fallen (der Käfig war hochgestellt). PETERS (1931) beschrieb auch bei der Kreuzspinne eine derartige Schleuderbewegung. Diese Spinne läßt ungenießbare Objekte nicht einfach fallen, sondern schleudert sie weg, damit sie sich in den unteren Fäden ihrer vertikal gestellten Netzfläche nicht wieder verfangen. Anderntags, nachdem die *Coelotes*-Mutter wohl während der Nacht den Verschluß des Käfigs bemerkt hatte, legte sie die Beute, ohne es vorher an der geöffneten Seite versucht zu haben, wieder in ihre Ablageecke. Sobald sie aber bei einem zufälligen Gang durchs Netz oder beim Angriff auf die Vibrationsnadel die erneute Öffnung der Käfigwand bemerkt hatte, trug sie die Leichen wieder dorthin. Das wiederholte sich 4 Tage lang. Dann schoben sich andere Probleme in den Vordergrund und ließen mich eine weitere Beobachtung dieses interessanten Verhaltens vergessen. Dieselbe Spinnenmutter zeigte in diesem Zusammenhang auch folgende eigenartige Reaktion: Sie ließ sich einen erbeuteten *Macrargus* abbetteln und verhielt sich dann so, als bereue sie die Abgabe dieser Nahrung. Die anschließende Protokollwiedergabe wird über das hier in Rede stehende Verhalten hinaus noch auf weitere Beobachtungen, die eigentlich anderen Kapiteln zuzuordnen wären, ausgedehnt, weil sie, im Zusammenhang gesehen, anschaulicher wirken.

♀ Nr. 48 wird durch kurz aufgeblendete Vibration von 50 Hz ein Stück aus der Röhre gelockt. Als es abwartend 2 cm vor der Vibrationsnadel steht, lasse ich einen *Macrargus rufus* (ad. ♀) an seinem Sicherungsfaden vorsichtig herab und halte ihn etwa 20 sec lang leicht pendelnd dicht vor dem Kopf der *Coelotes*-Mutter. Diese reagiert nicht. Erst als *Macrargus* das Tapetum berührt, beißt sie ihn sofort tot, trägt ihn in den Wohnraum und speichelt ihn kurz ein. Dann erfolgt Ablage der Beute, kurzes Umspinnen, Wiedererfassen und Halten derselben. Nun werden zwei Junge unruhig, kommen bald herbei. Eines bettelt die Mutter an, erhält die Beute und geht beiseite. Daraufhin beginnt die Mutter unruhig zu wandern, tastet fortwährend mit halb abgewinkelten Palpen und Vorderbeinen — diese direkt ins Netz drückend — den Röhrenboden ab. Als sie so auf das Junge ohne Beute zugeht, zittert dieses kurz am ganzen Körper. Sie geht vorbei, begegnet dem anderen Jungen, das die Beute hält, und bleibt vor ihm stehen. Nun zittert die Mutter am ganzen Körper, macht dann einen kleinen Sprung auf das Junge zu, wobei sie den Vorderkörper hebt und ihre Vorderbeine dicht vor dem Jungen hart aufschlägt. Dieses springt beiseite, drückt sich in eine Nische, hält aber die Beute fest. Die Mutter wendet sich, sucht weiter, wandert unruhig im ganzen Netz herum, begegnet wieder dem Jungen mit der Beute, springt abermals vor dieses, verfolgt es seitlich aus der Röhre hinaus auf den Käfigboden, läßt dann ab, wandert weiter, spinnt an anderer Stelle des Wohnraumes im Zickzack und im Kreis über den freien Röhrenboden und wird ruhiger. Als sie wieder diesem Jungen begegnet, läßt sie es unbehelligt. Bis jetzt sind 20 min vergangen. Nach kurzer Sitzpause wiederholen sich die Anwandlungen der Mutter. Sie wird unruhig, läuft mit kurzen, ruckartigen Suchbewegungen umher, bedroht abermals das Junge, indem sie sich mit erhobenen, abgewinkelten Palpen und vorderen vier Beinen vor es stellt. Als das Junge mit der Beute weglaufen will, versperrt sie ihm mit den Vorderbeinen den Weg; als es seitlich zu entschlüpfen versucht, greift sie nach. Das wiederholt sich fünfmal, jedesmal mit den gleichen nervösen ruckartigen Bewegungen. Aber das Junge gibt die Beute nicht her. Dann läßt die Mutter ab, ruckt mehrmals wie schimpfend am Netz und geht mit stapfenden Schritten in der Wohnung auf und ab. Da verläßt eines der vor Tagen eingesetzten markierten Jungen aus einer anderen Brut durch eine hintere Nebenöffnung die Wohnröhre und flüchtet durch die geöffnete Käfigwand ins Freie. Ihm wurde es zu „ungemütlich“. Als ich es wieder vor die Röhrenmündung setze und seiner Rückkehr nachhelfe, springt das [] blitzschnell herbei, kontrolliert das sofort stehengebliebene Adoptivkind durch Auflegen des rechten Palpus auf die Abdomenwurzel und geht nach ruckartiger Umkehr langsam zurück. Das Junge läuft hinterdrein. In der Mitte des Röhrenschenkels dreht sich die Spinnenmutter wieder auswärts, kümmert sich aber nicht um das vorbeilaufende Junge, sondern bleibt ruhig sitzen und beginnt die Palpen zu putzen. Nach etwa 2 min erscheinen drei eigene Junge im Wohnraum und Röhrengang. Als sie sich unbekümmert ihrer Mutter nähern, fährt diese herum und kontrolliert das nächststehende. Dann eilt sie in den Wohnraum, springt auch auf die anderen Jungen zu, die ihr in den Weg kommen, und kontrolliert sie. Schnell sind alle Jungen verschwunden. Schließlich begibt sie sich wieder auf ihren Lauerposten inmitten des Röhrenschenkels. Da lasse ich ein [] von *Hahnia helveola* an seinem Faden langsam an der Röhrenmündung aufs Netz. Kaum ist es etwa 3 cm vor der Netzsassins weich aufgesetzt, kommt diese etwas zögernd heran, beißt nicht sofort zu (sie scheint wegen der Ähnlichkeit des Laufes mit dem der Jungen oder wegen der Erfahrung mit dem vorher an der gleichen Stelle zurückgesetzten Jungen unentschlossen zu sein) nimmt aber auch nicht die Haltung wie zu einer Kontrolle an; die *Hahnia* entfernt sich blitzschnell seitwärts um 1,5 cm und bleibt dann unbeweglich stehen. Das *Coelotes*-♀ wendet sich ihr sofort zu und wartet ab. Nun führe ich eine Nadelspitze bis 2 mm vor die Hauptaugen der *Coelotes*-Mutter.

Als sie nicht reagiert, spieße ich ein totes *Coelotes*-♀ an diese Nadel und führe sie sowohl von der Seite als auch von oben so dicht an ihren Kopf, daß ihn die stark abgewinkelten Vorderbeine der „Attrappe“ fast berühren. Wieder bleibt jede Reaktion aus. Die *Hahnja* ist in der Zwischenzeit unbeweglich sitzen geblieben. Als sich *Coelotes* dann umwendet, sucht *Hahnja* zu entkommen, wird eingeholt, gefaßt, aber wieder nicht gebissen, sondern ausgelassen. Als sie davonläuft, ruckt *Coelotes* mehrfach, worauf *Hahnja* die Fluchtgeschwindigkeit steigert. Während *Coelotes* abwartend dasteht, lasse ich ein *Bolyphantes*-♀ an seinem Faden 3 cm vor ihm aufs Netz. Dieses wird beim vorsichtigen Aufsetzen offenbar gar nicht bemerkt und bleibt einige Sekunden unbeweglich sitzen. Erst als es einige Schritte läuft, springt *Coelotes* blitzschnell auf es zu, greift aber mit den Cheliceren über das Ziel hinaus (es sieht so aus, als hätte er beim Sprung einen Vorhaltewinkel mit einberechnet, der aber falsch war, weil *Bolyphantes* sofort stehenblieb), reißt sich ein Stück zurück, tastet kurz nach der Kleinspinne, die daraufhin sofort wegstrebt, faßt sie mit den Vorderbeinen, richtet sie zum Biß zurecht und tötet sie. Nach kurzem Halten zwischen den Cheliceren trägt er den Leichnam (ohne ihn ausnahmsweise zuerst in die Röhre zu bringen) an die offene Käfigseite und wirft ihn dort hinaus. Dann geht er langsam in die Wohnung und putzt sich ausgiebig; aber kein Junges kommt.

Die Vorenthaltung von Spinnennahrung durch dieses ♀ geschah sicher nicht der Jungen wegen. Es fehlte ihm offensichtlich selbst der „Appetit“ an derartiger Beute. Dies mochte auf einer geruchlich-geschmacklichen Abneigung beruht und vielleicht mit einer unangenehmen Erfahrung mit fremdartigen Spinnen in Zusammenhang gestanden haben; es könnte aber auch eine bemerkenswerte Verhaltensvariation gewesen sein, in der ein deutlicher *Behandlungsunterschied zwischen Beutetieren und Feinden* zum Ausdruck gekommen ist, und es wäre schwer zu sagen, ob ein solcher als Weiterentwicklung oder als Atavismus aufzufassen ist. Auch die Bemühungen des ♀, wieder in den Besitz der abgegebenen Beute zu gelangen, galten sicher nicht dem Futter schlechthin, sonst hätte es bei den anschließenden Spinnenfängen Gelegenheit gehabt, die Beute selbst zu verzehren: sie bezogen sich vielmehr speziell auf das feindliche Objekt, an das es sich plötzlich erinnert oder dessen Nähe es durch Geruchswahrnehmung festgestellt hatte. Daher die wiederholte Suche, das Abtasten des Röhrenbodens, das Rucken und auch die Unsicherheit, die sich in einer vermehrten Kontrolle der Jungen ausgedrückt hat.

Eine andere *Coelotes*-Mutter hatte die Gewohnheit, mit kleiner Beute — seien es erbeutete Kleinspinnen und Kleininsekten oder verabreichte Insektenteile — nach kurzer Einspeichelung in der Wohnröhre hin- und herzugehen, wobei sie mit den Vorderbeinen in Nischen und durch seitliche Öffnungen tastete, als suchte sie nach einem Jungen, dem sie das Futter hätte verabreichen können. Und in der Tat, wenn sie einem solchen irgendwo begegnete, ließ sie das Futter in dessen unmittelbarer Nähe fallen, ohne eine Bettelreaktion abgewartet zu haben. Gelegentlich erfolgte, wenn das Junge seitlich von ihr stehen-

geblieben war, sogar eine Hinwendung zu diesen. Dabei tastete sie gar nicht nach dem Jungen, sondern war offenbar auf Grund seines Laufes und, wenn es stehengeblieben war, seiner Netzbelastung, vielleicht auch durch ergänzende optische Eindrücke über seinen augenblicklichen Standort voll orientiert, wandte sich ihm zu und ließ das Futter fallen. Dann drehte sie sich um und ging auf ihren Lauerposten zurück. Begegnete sie aber keinem Jungen, begab sie sich nach einiger Zeit ebenfalls auf ihren Lauerposten und saugte an der Beute weiter, um sie dann dort fallen zu lassen und erst später (gewöhnlich nachts) an den Abfallort zu tragen. Bei ihr löste also wie in den oben erwähnten Fällen der Erschütterungsreiz des Jungenlaufes allein schon die Futterabgabe aus, und das Besondere in ihrem Verhalten war, daß sie diesen Reiz anscheinend gesucht hat. Wurde ihr die Beute nämlich schon vorher abgebettelt, unterblieb der Rundgang. In dem Verhalten dieser Spinnmutter finden wir einen weiteren und sehr wesentlichen Entwicklungsschritt in der Nahrungsfürsorge angedeutet und teilweise erreicht: *Das Futter wird den Jungen direkt zugetragen und mit einer gerichteten Zuwendung überreicht.* Keine der anderen *Coelotes*-Mütter ließ eine kleine Beute allein auf die Annäherung eines Jungen hin fallen; dazu waren bei ihnen stets mehr oder minder intensive Bettelbewegungen notwendig. Übrigens unterschied sich die Behandlung und Überlassung großer Beuteobjekte bei diesem ♀ in keiner Weise von der der übrigen Mütter.

Als weitere abnorme Fütterungsweise wurde bei einem einzigen ♀ regelmäßig ein *Erbrechen flüssiger Nahrung* beobachtet. Dieses erfolgte stets kurz nach dem Beutefang und der Nahrungsaufnahme (Einspeichelungs-Saug-Akt) des ♀ und wurde in Zeitabständen von $\frac{1}{2}$ bis 2 min wenige Male wiederholt. Eine spätere Abgabe von Nahrungsreserven aus den Coeca habe ich nicht festgestellt. Das ♀ erbrach erstmals, nachdem es nach dem Schlüpfen seiner Jungen wieder Beute gefangen und Nahrung zu sich genommen hatte. Die Jungen verließen den Kokon in der Nacht zum 13. 4. und häuteten sich in der Nacht zum 18. 4. Das ♀ ging erst am 24. 4., also erst 11 Tage nach dem Erscheinen der Jungen, wieder an die Beute, während die übrigen Mütter dies spätestens 6 Tage danach taten. Die Beobachtungsnotizen über diese erste Fütterung werden hier im einzelnen wiedergegeben (die Zeitangaben in Minuten rechnen ab Ergreifen der Beute und beziehen sich jeweils auf die verstrichene Gesamtzeit):

♀ Nr. 52 greift erstmals nach dem Schlüpfen seiner Jungen wieder Beute an, einen großen, dicken Mehlwurm, als er an der Röhrenmündung vorbeikriechen will. Nach zwei kurzen Bissen folgt ein 6 min dauernder Lähmungsbiß. Durch diesen platzt der turgeszente Mehlwurm auf, und viel Fettkörper quillt heraus.

6 min. Das ♀ lockert den Cheliceren-Griff und beginnt mit der Einspeichelung.

10 min. Es löst die Cheliceren von der Beute, bleibt neben ihr stehen und legt das linke Vorderbein leicht auf sie. Der Zwischenraum zwischen seinen Cheliceren ist voll von herausgequollenem Fettkörper.

12 min. Die Spinnenmutter läßt den Mehlwurm vor dem Röhreneingang liegen, geht langsam in die Röhre zurück, begegnet dort zwei Jungen, denen sie ausweicht, und speit dann inmitten des Wohnraumes an vier Stellen, die 0,5–1 cm voneinander entfernt sind, eine kaffeebraune Flüssigkeit aufs Netz, und zwar an zwei Stellen je eine größere Menge auf den Röhrenboden, an zwei weiteren je eine kleinere auf den unteren Teil der Röhrenwand. Die beiden Jungen laufen unruhig hin und her, alle übrigen befinden sich noch dicht zusammengedrängt in der Kinderstube.

18 min. Die Mutter bleibt ruhig in der Röhre sitzen. Leichtes Palpenzucken kündigt den Beginn des Putzens an.

19 min 30 sec. Sie beginnt die Palpen zu putzen, zuerst zögernd und pausenreich, dann immer lebhafter. Daraufhin bemächtigt sich eine starke Unruhe der Jungen, sie schwärmen aus der Kinderstube in die Wohnröhre, eines verläßt diese sogar und geht an die Beute. Einzelne kommen zur Mutter und betteln sie an.

22 min 15 sec. Die Mutter geht wieder an die Beute, beißt einmal kurz in sie, beißt dann in den herausgequollenen Fettkörper und bleibt ab 23 min 30 sec untätig neben ihr sitzen. Die Jungen rennen immer unruhiger und lebhafter in der Wohnröhre umher, sammeln sich zum Teil dort, wo das ♀ ausgespien hat, saugen ein wenig, wollen aber nicht recht dort bleiben.

27 min 15 sec. Das ♀ geht in den Wohnraum zurück, speit dort abermals auf den Boden, bleibt dann daneben sitzen und zittert ab und zu am ganzen Körper.

28 min 20 sec. Zwei Junge, die an der Röhrenmündung herumsuchen, stoßen auf die Beute und beginnen daran zu saugen.

30 min 15 sec. Zwei andere Junge rennen aus der Röhre direkt auf die Beute zu. Das ♀ beginnt wieder seine Palpen zu putzen.

31 min 15 sec. Nun dreht sich das ♀ um, geht spinnend in der Wohnröhre ein Stück hin und zurück und bleibt dann — nach auswärts gewandt — am hinteren Ende des Wohnraumes sitzen.

32 min. Daraufhin putzt es kräftig seine Palpen und beginnt auch die Beine durch die Cheliceren zu ziehen. Als ein Junges von vorne auf es zukommt, hebt es den Vorderkörper, dann das Abdomen und läßt das Junge unter seinem Körper hindurchlaufen.

33 min. Drei Junge verlassen die Beute und laufen zurück.

34 min 30 sec. Das ♀ putzt lebhaft seine Beine. Ungefähr 20 Junge sitzen jetzt dort, wo die Mutter zuletzt hingespien hat, und saugen die flüssige Nahrung auf. Nur noch eines befindet sich an der Beute.

35 min. Immer häufiger betteln die Jungen ihre Mutter durch lebhaftes Bestreichen ihrer Extremitäten an. Sie hebt die Beine hoch oder zieht sie weg. Nach weiteren Belästigungen begibt sie sich an das andere Ende des Wohnraumes und putzt sich dort weiter. Aber bald wird sie auch dort angebettelt.

38 min 5 sec. Nun geht sie wieder an die Beute und beißt einige Netzfäden durch, die sich um deren Kopf gewickelt haben. Schätzungsweise 40 Jungen saugen jetzt an verschiedenen Stellen des Röhrenbodens erbrochene Nahrung auf, etwa 20 weitere laufen in der Wohnröhre herum, und ebenso viele sind (wahrscheinlich gesättigt) in die Kinderstube zurückgekehrt; nur eines sitzt an der Beute.

40 min. Als das ♀ den Mehlwurm einziehen will, bewegt er wieder Beine und Vorderkörper, worauf es ihn nochmals in die Brustregion beißt, dann in den Wohnraum zieht und einspiehelt oder daran saugt.) Die herumlaufenden und die durch den Beutetransport von ihren Nahrungsquellen vertriebenen Jungen finden schnell zur Beute und fallen über diese her.

49 min. Als die Beute von Jungen dicht besetzt ist und einzelne die Cheliceren und Augenpartien der Mutter betasten, verläßt diese die Beute, begibt sich in den hinteren Teil der Wohnung und putzt sich.

52 min. Das ♀ beginnt lebhaft zu spinnen, geht dabei weit aufs Tapetum hinaus, beißt einige Randfäden durch und deutet damit eine Netzausbesserung an, die aber nicht ausgeführt wird, kehrt in die Röhre zurück, steigt vorsichtig über die fressenden Jungen hinweg, bleibt im hinteren Teil der Wohnung stehen und putzt sich langsam die Palpen.

Für das eigenartige Verhalten dieses ♀ hatte ich bei der ersten Beobachtung nur die Erklärung, daß es sich des Fettkörpers, mit dem seine Cheliceren so stark verschmiert waren, auf dem Netz entledigen wollte und daß die Farbe der abgegebenen Substanz vom Darminhalt des Mehlwurmes herrühren könnte. Aber schon nach der ersten Wiederholung dieses Vorganges bestand kein Zweifel mehr, daß dabei nicht weiß-gelber Fettkörper abgestreift, sondern braune Flüssigkeit erbrochen wurde. Und in den nächsten Tagen verhielt sich das ♀ genauso, auch nach dem Fang von Käfern und ohne Verschmierung der Cheliceren; nur trug es dann die Beute in die Wohnung, speichelte sie dort ein, verließ sie, wenn die ersten Jungen in seine Nähe kamen (Bettelreize waren hierzu nicht notwendig!) und erbrach dann die Flüssigkeit. Das Nahrungserbrechen war in den ersten 8 Tagen nach seinem Beginn intensiv, d. h. es erfolgte nach jedem Beutefang an einigen Netzstellen und in größerer Anfangsmenge, wurde dann mehr und mehr reduziert und nach insgesamt 14 Tagen ganz eingestellt. Dann erfolgte die Fütterung nur noch durch Überlassen der Beute und unterschied sich in nichts von der anderer ♀♀.

Das Erbrechen wurde jedesmal durch sehr charakteristische Bewegungen eingeleitet, die genau denjenigen glichen, mit der sich die Individuen dieser und (soweit ich beobachtet habe) auch anderer Spinnenarten zum Trinken anschicken, und in entsprechender Körperstellung vollzogen. Während das Tier einige kurze Schritte vorwärts machte und mit den Palpen das Netz abtastete, senkte es den Vorderkörper und brachte dadurch die Mundgliedmaßen dicht an das Netz. In dieser geduckten Stellung verharrte es einige Zeit. Beim Erbrechen eines größeren Quantums, das ungefähr 45 sec dauerte, bewegte es sich nach Abgabe des ersten Tropfens etwas zurück oder zur Seite, so daß die Flüssigkeit über eine Fläche von etwa 0,75 cm² verteilt oder in einem schmalen Streifen von 0,75—1,5 cm Länge ausgestrichen wurde. Nicht immer blieb es in geduckter Stellung; ab und zu ließ es nur die Cheliceren auf dem Röhrenboden, hob den Hinterkörper steil in die Höhe, stemmte ein Hinterbein gegen das Röhrendach und führte mit dem anderen, abgewinkelten in kurzen Intervallen, jedoch arhythmisch schlagende Bewegungen aus. Eine alarmierende Wirkung dieser Bewegungen auf die Jungen war nicht offensichtlich, ist aber wahrscheinlich.

Die Tastbewegungen mit den Palpen vor der Einnahme der „Trinkstellung“ legen die Vermutung nahe, daß für die Wahl des Ortes der Nahrungsabgabe jedesmal bestimmte taktile oder chemische Reize maßgebend waren. Sichere Anhaltspunkte dafür fehlen. Jedenfalls ließen sich keine bevorzugten Punkte feststellen. Und gerade diese Unberechenbarkeit sowohl des Ortes als auch der Körperrichtung des ♀ beim nächsten Nahrungserbrechen vereitelte wiederholte Versuche, zu photographischen Aufnahmen von diesem interessanten Vorgang zu gelangen. Als ich dann endlich mit der Kamera zweimal zum „Schuß“ kam, hatte ich gerade Farbfilm (und zwar Umkehrfilm) geladen. Die Farbaufnahmen wirken in Projektion sehr scharf und bieten den großen Vorteil, daß man die erbrochene Nahrung an der Färbung gut erkennt; ihr Nachteil ist nur der, daß mit der Umkopie auf Schwarz-Weiß leider ein sehr merklicher Qualitätsverlust verbunden ist. Sie sind deshalb hier in möglichst genauer Nachzeichnung wiedergegeben (Abb. 21 und 22). Beide Aufnahmen — durch die aufgeschnittene Wand des Wohnraums hindurch photographiert — zeigen den Augenblick des Nahrungserbrechens, zu dem dieses ♀ zweimal kurz hintereinander an fast genau dieselbe Stelle gekommen war, als wollte es einer Gruppe von Jungen, die sich bereits außerhalb der Kinderstube befand, Nahrung zutragen. In beiden Fällen dauerte der Vorgang so lange, daß die in der Nähe befindlichen Jungen noch während des Brechaktes herbeieilen konnten. Ihr Streben zur Nahrungsquelle ist vor allem aus Abb. 21 gut ersichtlich. Einige von ihnen schlüpfen sofort unter die Netzdecke, um von dort aus zum Futter zu gelangen. Der erbrochene Tropfen ist auf Abb. 22 vor den Cheliceren des ♀ zu erkennen. Er wird von den Beinen des daran saugenden Jungen scheinbar umgriffen (in Wirklichkeit sind sie zum Teil hochgezogen).

Eine Bevorzugung der erbrochenen Nahrung vor der eingespeichelten Beute durch die Jungen war nicht zu erkennen. In der Regel waren beide Nahrungsquellen nebeneinander angeboten, und die Kleinen nahmen eben mit derjenigen vorlieb, die sie zuerst gefunden hatten. Wurden sie von der einen verdrängt, gingen sie an die andere (vgl. S. 478). Auch wurde öfters beobachtet, daß die erbrochene Nahrung sowohl von der Oberseite als auch von der Unterseite des Röhrenbodens aufgenommen wurde. Ein kleiner Teil der Jungen war durch Spalten unter den Röhrenboden geschlüpft und hing, mit den Beinen nach oben, an dessen Unterseite. Daraus ergibt sich der Vorteil dieser Fütterungsweise: eine Vermehrung der Futterstellen. Der andere besteht vielleicht in einer leichteren Resorbierbarkeit dieser Nahrung. Beides könnte insbesondere den schwächeren Individuen helfen, einen Entwicklungsvorsprung derjenigen Geschwister, die mit einem reichlicheren Dottervorrat bedacht worden waren, aufzuholen und — allgemein



Abb. 21. Eine *Coelotes*-Mutter erbricht im Wohnraum flüssige Nahrung aufs Netz, die von den teils auf, teils unter dem Röhrenboden herbeieilenden Jungen aufgesogen wird.
(Nachzeichnung einer Farbaufnahme)



Abb. 22. Dasselbe ♀ wie auf Abb. 21 beim Nahrungserbrechen. Hier ist der erbrochene Tropfen unter den Cheliceren des ♀ gut zu sehen. Davor sitzt ein saugendes Junges. Zwei andere hängen zur Nahrungsaufnahme an der Unterseite des Röhrenbodens.
(Nachzeichnung einer Farbaufnahme)

gesehen — die Aufzucht einer zahlreicheren Nachkommenschaft ermöglichen.

Der Schritt von der Beuteüberlassung bis zur Fütterung durch Nahrungserbrechen erscheint auf den ersten Blick sehr erheblich, und man ist erstaunt, diesen von einem Einzeltier plötzlich vollzogen zu sehen. In Anbetracht dessen aber, daß in dieser Richtung Zwischenstufen kaum denkbar sind, ist er gewissermaßen der nächste. Auch dieses Verhalten wird offensichtlich von denselben Schlüsselreizen ausgelöst wie die Beuteabgabe; doch ist die Reaktion tiefer greifend. Die Bettelreize oder die Wahrnehmung des Jungenlaufes bewirken nicht nur eine Hemmung der weiteren Nahrungsaufnahme und damit ein Überlassen der Beute, sondern darüber hinaus auch noch ein Erbrechen der bereits aufgenommenen Nahrung. Die intensivere Reaktion läßt sich als Folge eines besonderen, graduell gesteigerten Erregungszustandes dieses Individuums verstehen. Dafür spricht die verspätete Nahrungsaufnahme des ♀ nach dem Schlüpfen der Jungen und sein wiederholtes Zittern während und zwischen dem Nahrungserbrechen. Eine andere Deutungsmöglichkeit, die ich aber für weniger wahrscheinlich halte, wäre die: Das ♀ benützt nach dem Verlassen der Beute das Netz als Ersatzobjekt zum Einspeicheln. Das würde heißen, daß es wesentlich mehr Verdauungsssekret ausschütten würde als die anderen ♂♂, und damit auf das vorher Gesagte hinauslaufen.

Wäre dieses Verhalten bei *Coelotes*-Müttern die Regel, so würde man in dem Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungen und der Fütterungsweise ihrer Mütter eine recht erstaunliche Entwicklung und Leistung des Fürsorgeinstinktes sehen, deren Zweckmäßigkeit sofort einleuchten würde; solange die Jungspinnen noch klein sind, werden sie mit bekömmlicherer „Spezialnahrung“ gefüttert. Da es sich aber (soweit ich das übersehen kann) um ein Ausnahmeverhalten handelt, das vielleicht bei 1% der Mütter vorkommt, ist man leichter geneigt, hierin eine recht zufällige Synchronisation zu erblicken, von deren Selektionswert die weitere Verbreitung dieses Verhaltens in der Zukunft abhängen kann.

In dieser Hinsicht sowie für eine vergleichende Betrachtung ist der Hinweis sehr wichtig, daß eine Fütterung durch Abgabe flüssiger Nahrung auch bei brutpflegenden Theridiiden, jedoch bisher nur bei der Art *Theridion sisyphium* (CLERCK) — *Theridion notatum* (LINNE) beobachtet wurde. Die ♂♂ dieser Art erbrechen die Nahrung aber nicht aufs Netz, sondern lassen sich Flüssigkeitströpfchen vom Mund wegsaugen. MENGE (1843, S. 47 und 1868, S. 162), der an dieser Art eine Brutpflege bei Spinnen überhaupt entdeckt hat, berichtete davon noch nichts; auch BECKER (1895, S. 100) und andere ältere Autoren haben bei ihr nur eine Beuteüberlassung erwähnt. Erst LOCKET (1926, S. 1128) verdanken wir eine derartige Beobachtung: „In diesem Jahr fand ich bei mehreren Gelegenheiten zwei oder drei Jungspinnen rings um die Mutter versammelt, als sie nicht fraß; bei mikroskopischer Untersuchung stellte ich fest, daß ihre Münder auf ihren

gelegt waren. Vermutlich fütterte sie da. Ich habe niemals von einem anderen Beispiel dieses Verhaltens unter Spinnen gehört.“ (Übersetzung aus dem Englischen vom Verf.) BRISTOWE (1937, S. 167) konnte während dreier Sommer im Freiland und in Gefangenschaft bei derselben Art feststellen, daß die ♀♀ „feed their young from their mouth“. „This invariably constitutes the young spiders' first meal, and it is interesting to see the mother hanging down in her snare to allow them to absorb from her mouth the liquid which she exudes for their benefit. Her acquiescence is clearly an established instinct. It is easy to watch the young spiders jostling and pushing one another for positions in the queue, and to see two or three fortunate ones with their mouths immersed in the fluid. Mouth-feeding continues for several days. Later the young spiders share in the insect meals of the adults, and I have seen the mother and perhaps fifty children all partaking of a large insect at the same time.“ SAVORY bemerkt hierzu in einem Nachwort, daß es sonderbar genug wäre, wenn diese besondere Instinkthandlung auf nur eine der vielen Spinnenarten beschränkt wäre. An anderer Stelle (1947, S. 21) schreibt BRISTOWE: „At the appropriate season I often watch our common garden *Theridion notatum* feeding her young. Their first meals are from their mother's mouth. Whilst she hangs downwards, the babies jostle one another to reach the drops of fluid she regurgitates for their benefit. For several days this procedure continues and for several weeks mother and children feed simultaneously on the insect she catches.“ — Bezeichnenderweise bieten also auch die *Theridion*-♀♀ diese Nahrung ihren Jungen nur während der ersten Lebenstage. Die Mitteilungen der genannten Autoren sind leider äußerst knapp gehalten und auf den Sachverhalt selbst beschränkt. Es ist deshalb schwer zu beurteilen, inwieweit hier tatsächlich eine höhere Entwicklungsstufe des Fürsorge-Instinktes vorliegt. Es wäre wichtig, zu wissen, wie lange die Mutter jeweils füttert, ob diese Fütterungsweise wie bei dem einen *Coelotes*-♂ regelmäßig in Zusammenhang mit Beutefang und Nahrungsaufnahme steht und ob die jüngsten Stadien nebenher auch an die eingespeichelte Beute gehen. In Anbetracht der sonstigen Parallelen zwischen *Coelotes* und Brutpflegenden Theridiiden halte ich es für möglich, daß diese ♀♀ ihren Mund nicht im Sinne einer besonderen Instinkthandlung, sondern einfach durch die artspezifische Gewohnheit, nach jedem Beutefang eine bestimmte Hängstellung einnehmen, „anbieten“ und es den durch Duftstoffe angelockten Jungen nicht verwehren, anhaftenden Verdauungssaft oder Nahrungsreste aufzusaugen. Ich erinnere daran, daß auch *Coelotes*-Junge gelegentlich unter die Cheliceren ihrer Mutter kriechen und deren Mund zustreben. Wenn die *Coelotes*-Mutter das nicht länger duldet, ist das vielleicht auf ihre aufrechte Körperstellung zurückzuführen. Seltsamerweise wurde eine solche Fütterungsart bisher bei keiner der übrigen Brutpflegenden *Theridion*-Arten festgestellt. WIEHLE (1937), dem wir sehr gründliche biologische Beobachtungen verdanken, hat bei ihnen nur eine Überlassung der Beute gesehen, und NØRGAARD (1956, S. 188) bemerkt zur Brutpflege von *Theridion saxatile* dasselbe ausdrücklich. Nur GERTSCH (1949, S. 164) schreibt: „The common *Theridion notatum* of Europe and no doubt similar spiders from many other parts of the world feed their young for several days by regurgitating fluid upon which the babies make their first meals . . .“, nennt aber keine weiteren Arten.

Im Zusammenhang mit der Fütterung habe ich auch geprüft, ob die Jungen eine *Bevorzugung vorverdauter Nahrung* vor frischer zeigen. Zwar ließ das gute Gedeihen der Jungtiere bei der vollständigen oder teilweisen Aufzucht mehrerer Gelce keinen Zweifel daran, daß auch die jüngsten Stadien einer Vorverdauung der Nahrung durch mütterliches Verdauungssekret nicht unbedingt bedürfen; doch interessierte

neben einer etwaigen Vorliebe insbesondere auch die Feststellung, inwieweit sie durch das Verdauungsssekret chemotaktisch angelockt werden.

Eine größere Anzahl erster Versuche wird hier nur kurz und summarisch erwähnt, da sich bei ihnen die Versuchsanordnung als ungeeignet erwiesen hat. Klarheit in dieser Frage zu gewinnen. Zuerst wurden Gruppen von 25—50 hungrigen Jungen verschiedener Größe in flache Glasschalen von 15,5 cm Durchmesser gesetzt. Der Schalenboden war mit weißem, schwach angefeuchtetem Fließpapier bedeckt. Darauf wurden zwei Fließpapierstreifen von 5 cm Länge und 1,5 cm Breite einander gegenüber und vom Schalenrand je 1 cm entfernt gelegt, von denen der eine (+) mit vorbehandeltem, der andere (—) mit frischem Mehlwurm-Fettkörper gleichmäßig bestrichen war. Auf jeden Streifen wurde selbstverständlich der Fettkörper von gleich vielen (meist vier bis fünf) und ungefähr gleich großen Mehlwürmern gegeben. Die Vorbehandlung erfolgte in zweierlei Weise: Entweder ließ ich die Mehlwürmer vorher von Spinnenmüttern abtöten, eine halbe Stunde lang einspeicheln und verwendete dann ihren Inhalt, oder ich entnahm mehreren durch Gehirnstich getöteten ♀♀ den gesamten Darmtrakt, preßte den Inhalt heraus und strich ihn über frischen Fettkörper. Zwischendurch wurde zur Kontrolle noch ein dritter Fließpapierstreifen in die Schale gelegt, der mit gewöhnlichem Leitungswasser (W) getränkt war; in solchen Fällen wurden die Streifen in Form eines Dreisternes angeordnet. Eine Kennzeichnung der + - und - - Streifen wäre nicht notwendig gewesen; denn alsbald unterschieden sie sich von selbst sehr augenfällig: Der frische Fettkörper blieb heller, und seine gleichmäßige ausgestrichene Schicht trat mehr und mehr zu kugeligen Klumpen zusammen. Der angedaute hingegen verfärbte sich dunkelbraun bis schwärzlich und blieb feuchter und flach ausgestrichen. Es war deshalb nicht ausgeschlossen, daß auch Farbe und Form der Nahrung den Belauf bis zu einem gewissen Grade hätten beeinflussen können; doch habe ich davon nichts gemerkt.

Bei den ersten Versuchen wurde in bestimmten Zeitabständen von 5, 10 oder 15 min einfach gezählt, wie viele Junge auf der einen oder anderen Nahrungsquelle saßen. Die Zählungen ergaben, daß der Besuch beider Streifen im großen und ganzen ziemlich ausgeglichen war. Die eingesetzten Jungtiere wandten sich, nachdem sie anfangs bevorzugt am Rande der Schale entlang- und an den Streifen vorbeigelaufen waren, bald den mittleren Schalenpartien zu und nahmen mit derjenigen Nahrung vorlieb, auf die sie eben zuerst gestoßen waren. In ihrem Verhalten spielte also der Zufall eine bedeutende Rolle. Auch wenn die Streifen zwischendurch parallel nebeneinander gelegt worden waren, so daß der Geruch des Verdauungssaftes auf dem + - Streifen die Tiere vom - - Feld hätte herüberlocken können, änderte sich die Verteilung nicht eindeutig. Um die Jungen sodann gewaltsam auf die beiden Möglichkeiten aufmerksam zu machen, habe ich sie bei weiteren Versuchen nach jeder Zählung von den gewählten Streifen vertrieben. Der Erfolg war lediglich der, daß sie von + auf - überwechselten und umgekehrt. Immer schienen sie zufrieden zu sein, überhaupt Futter zu haben, und keines, das einmal die + - Nahrung geschmeckt hatte, suchte wieder danach, woran sie allerdings auch die Vertreibung gehindert haben kann. Zur genaueren Registrierung habe ich die Versuchstiere dann noch markiert. Diejenigen, die sich bei + niedergelassen hatten, erhielten einen kleinen roten Farbtupfen auf das Abdomen, die - - Gäste auf ein Hinterbein. Die Markierung machte Zwischenzählungen überflüssig, erforderte aber unablässige Kontrolle. Nach längerer Versuchsdauer konnte die Verteilung einfach an den Marken abgelesen werden. Aber selbst die behutsam vorgenommene Markierung störte viele, so daß sie auf den anderen Streifen überwechselten. Waren Hungrige zuerst auf den W-Streifen geraten,

augten sie auch dort etwas; doch blieben sie nie länger darauf sitzen, so daß dieser bei den meisten Zählungen frei war. Und dies war zunächst das einzige Ergebnis: daß Nahrung jeder Art gegenüber Wasser eindeutig bevorzugt wurde.

Einige Beispiele. a) 44 Junge aus Freilandnetzen, Gesamtlänge 3,0—3,5 mm, 3 Tage ohne Nahrung in Gefangenschaft. Versuchsdauer: 1 Std. Ergebnis: 22 auf + und —; 7 nur auf +; 4 nur auf —; 11 auf keinem Streifen (keine Ausfälle).

b) 14 Geschwister, in Gefangenschaft geschlüpft, kurz nach der ersten Häutung, bisher ohne Futter, Durchschnittsgröße: 2,4 mm. Versuchsdauer: 30 min. Ergebnis: 2 auf + und —; 4 nur auf +; 4 nur auf —; 4 auf keinem Streifen (keine Ausfälle).

c) 30 Junge aus mehreren Freilandnetzen, verschieden groß, 6 Hungertage in Gefangenschaft. Versuchsdauer: 1 Std. Ergebnis: 18 auf + und —; 3 nur auf +; 5 nur auf —; 3 auf keinem Streifen (2 wurden gefressen, eines davon ist oben mitgezählt).

d) 34 Junge aus Brut 61, Größe 3,4—3,6 mm, 4 Hungertage vor dem Versuch. Versuchsdauer: 90 min. Ergebnis: 8 auf + und —; 20 nur auf +; 4 nur auf —; 2 auf keinem Streifen (sie fraßen Geschwister, die bereits markiert waren und oben mitgezählt sind).

Das letztgenannte Ergebnis war bei dieser Versuchsanordnung das einzige, das eine eindeutige Bevorzugung des + - Streifens erkennen ließ und mich im Verein

mit mehrfach festgestellter leichter Betonung von + bei anderen Versuchen (vgl. Beispiel a) veranlaßte, diese Frage mit veränderter Methode weiter zu prüfen. Durch die Neuordnung, die sicher nicht die bestmögliche war, wollte ich möglichst verhindern oder zumindest einschränken, daß die Versuchstiere beim planlosen Umherstreifen rein zufällig auf Nahrungsbrei treten und somit auch ohne Beachtung von Duftquellen allzu mühelos an den gedeckten Tisch gerieten. Es wurden deshalb die getränkten Fließpapierstreifen in bestimmtem Abstand vom Schalenboden horizontal aufgehängt, mindestens so hoch, daß die Tiere unbehindert darunter hindurchlaufen konnten. Bei Reaktion auf die Duftstoffe aber hatten sie die Möglichkeit, durch Hochrecken der Vorderbeine die Unterseite des Streifens direkt zu erklettern oder ihn auf dem Umweg über die Plastilstützen, unter Umständen auch über den äußeren Schalenrand zu erreichen (Abb. 23). Zwar war auch durch diese Anordnung nicht ausgeschlossen, daß die Spinnen auf den genannten Umwegen rein zufällig an die Nahrung gelangen konnten; doch war diese „Chance“ bei + und — gleich, und die fast völlige Meidung des W-Streifens bewies, wie wenig die hungrigen Tiere zu zielloser Kletterei aufgelegt waren. Die Versuchstiere wurden markiert. Sie wurden vorher in sechs ungleich starke Gruppen geteilt und 5 Tage lang ohne Nahrung, aber mit reichlich Flüssigkeit in gesonderten Schalen auf Nylongewebe gehalten. Während dieser Zeit war eine zunehmende Netzbautätigkeit und Verselbständigung zu beobachten. Durch Kannibalismus entstanden bis zu 25% Ausfälle. Alle Versuche wurden bei gedämpftem Tageslicht ausgeführt und bei jeder Zählung nur die Neuankömmlinge gerechnet. Nach jeweils zwei Versuchen wurden die Fließpapierstreifen mit frischem Futter beschickt. Um eine Beeinflussung des Belaufes durch Phototaxis zu vermeiden,

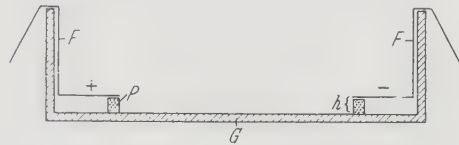


Abb. 23. Schema der Versuchsanordnung. *G* Glasschale von 25 cm $\varnothing$, deren Boden mit Fließpapier belegt war; *F* geknickte, über den Schalenrand gelegte Fließpapierstreifen, die im unteren, horizontal gestellten Teil (5 x 3 cm) mit Nahrung (+ oder —) oder mit Wasser (*W*) getränkt waren; *P* Plastilstützen; *h* Entfernung der Nahrung vom Schalenboden

habe ich die Schalen wiederholt um 180° gedreht, so daß abwechselnd die + und die —- Seite dem Fenster zugekehrt war. Der jeweilige Lichteinfall ist in der Tabelle durch einen Pfeil angezeigt.

Tabelle

Zeit in Minuten nach Versuchsbeginn	Fische														
	Gruppe 1 (66 Junge) h = 6 mm			Gruppe 2 (etwa 40 Junge) h = 6 mm			Gruppe 3 (37 Junge) h = 10 mm			Gruppe 4 (45 Junge) h = 10 mm			Gruppe 5 (über 40 Junge) h = 15 mm		
	Neuankömmlinge auf														
	+	—	W	+	—	W	+		W	—	—	W	+	—	W
5	→3	5	0	1	2	←0	0	1	←0	→1	2	0	2	1	←0
10	11	2	←0	3	1	0	2	0	0	3	1	0	0	0	0
15	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0
20	→1	1	0	→4	2	0	→1	0	0	0	1	←0	→1	0	0
25	2	0	0	2	3	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0
30	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
35	3	1	←0	2	1	←1	0	0	←1	→0	2	1	1	0	←0
40	1	2	0	3	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
45	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0			
Summe 45	23	12	0	18	10	2	7	5	1	13	7	2	5	2	0

Beim Versuch mit der sechsten Gruppe (29 Junge) wurden die + - und —- Streifen vergleichsweise wie bei früheren Versuchen auf den Schalenboden gelegt.

Zeit in Minuten nach Versuchsbeginn	Neuankömmlinge auf	
	+	—
5	3	3
10	0	1
15	1	3
20	4	0
25	5	2
30	1	2
35	2	1
40	1	2
45	0	0
Summe 45	17	14

Zusammengerechnet ergaben alle Zählungen folgende Verteilung der Jungen über hoch gestellte Nahrungsquellen:

+	—	W
66	36	5

Daraus geht hervor, daß dann, wenn die Nahrung schwerer erreichbar war und der Zufall beim Auffinden derselben eine geringere Rolle spielte, die eingespeichelte eine fast doppelt so starke Lockwirkung ausübte. Sobald die Fließpapierstreifen aber wieder auf den Boden gelegt waren, fiel die Bevorzugung des + -Streifens wie bei früheren Versuchen nicht mehr so sehr ins Gewicht. Mit zunehmender Entfernung der Nahrungsquellen vom Boden nahm der Belauf merklich ab. Schon bei 15 mm Abstand fanden nur noch einzelne Tiere auf Umwegen zum Futter. Mit entsprechend abgewandelten und verfeinerten Methoden ließen sich spezielle Untersuchungen über den Geruchssinn von Spinnen, die seit langem dringend erwünscht wären, durchführen. Hierfür erscheint mir *Coelotes* ein besonders geeignetes Versuchsobjekt zu sein.

Nicht nur die Verteilung, sondern auch das Verhalten der Jungen gab zu erkennen, daß sie die Nahrung auf geringe Entfernung wirklich

rochen. Ein Kontakt mit den Vorderbeinen, wie man ihn auf Grund der bisherigen Untersuchungen bei Spinnen gewöhnlich für notwendig hält, war dazu offensichtlich nicht erforderlich. Die reagierenden Tiere waren unter den Streifen gelaufen, stehengeblieben und erhoben die Vorderbeine tastend nach oben zur Nahrung. War diese höher und nur mehr auf Umwegen zu erreichen, so hatte ich auch dabei vielfach den Eindruck, als sei der Umweg erst nach vorheriger Geruchswahrnehmung eingeschlagen worden: Die Jungen suchten zum Teil recht offensichtlich nach der Duftquelle. Eine Spontanneigung, erhöhte Gegenstände zu erklettern, hat dieses Verhalten sicher nicht bestimmt; dazu hätte in diesem Falle nur eine Fluchttenz veranlassen können, gegen deren stärkeren Einfluß aber der seltene Besuch des W-Streifens spricht.

Ich nehme an, daß auch im Netz das Auffinden der von der Mutter erlegten Beute durch die Jungen von Geruchswahrnehmungen unterstützt wird, wenigstens auf sehr kurze Entfernung, und habe deshalb bei meinen Beobachtungen und Versuchen die Möglichkeit nicht außer acht gelassen, daß die Anlockung der Jungen gar nicht so sehr von den mütterlichen Bewegungen als vielmehr von den Duftstoffen der eingespeichelten Nahrung ausgehen könnte. Besonders in solchen Fällen, wo einzelne Junge plötzlich ihren Schlupfwinkel verließen und zielstrebig auf ihre Mutter zueilten, wenn diese einen kleinen, gereichten Nahrungsbrocken einspeichelte, schien mir in Anbetracht der dabei entstehenden geringfügigen Netzschrwingungen eine chemotaktische Anlockung viel wahrscheinlicher zu sein. Aber jeder Versuch, bei dem die Nahrung möglichst erschütterungsfrei ins Netz gelegt wurde, bewies die unerhebliche und untergeordnete Lockwirkung des Duftes gegenüber den mütterlichen Bewegungen. Bis zu 60 und 90 min waren kleine, mit Futter und Verdauungssaft getränkte und vorsichtig in die Wohnröhre gelegte Fließpapierstückchen von den Jungen unentdeckt geblieben; aber sobald sich ein Muttertier damit beschäftigte, kamen sie herbeigeeilt. Der Geruchssinn schien also dem Tastsinn ebenso „nachschraltet“ zu sein und diesen zu ergänzen wie der Gesichtssinn, und es ist noch zu prüfen, ob sich die Tiere nicht dann mehr von ihm leiten lassen, wenn sie — wie bei obigen Versuchen — der Netzunterlage beraubt sind und damit der gewohnten Tastorientierung entbehren.

II. Disposition der Weibchen

Über die Frage, inwieweit bei den Spinnenmüttern überhaupt eine Brutpflegedisposition (im Sinne einer Brutpflegestimmung) vorliegt, konnte ich noch keine Klarheit gewinnen. Ihre Reaktion auf Bettelreize wie überhaupt ihre leichtere Einstellung auf den Zuwachs lassen eine solche annehmen, und an anderen Stellen dieser Arbeit habe ich diese Annahme stillschweigend gemacht. Die Beurteilung dieser Frage

wird indessen sehr erschwert durch erhebliche Verhaltensunterschiede, die gerade die Haupthandlung der Nahrungsfürsorge, die Futterabgabe, betreffen und sich vor allem in der ersten Zeit nach dem Erscheinen der Jungen bemerkbar machen. In dieser Hinsicht gibt es — vom menschlichen Beobachter aus gesehen — „gute“ und ausgesprochen „schlechte“ Mütter. Diese erscheinen noch längere Zeit nach dem Schlüpfen der Jungen höchst eigennützig, können sich jedesmal nur schwer von der Beute trennen, und wenn sie es tun, zeigen sie oft eine erhebliche Reaktionsminderung, die so weit gehen kann, daß sie eine weitere Beute, die aufs Netz geraten ist, entkommen lassen und dadurch keinen Vorrat schaffen; jene hingegen überlassen den Jungen alsbald die Beute, verkriechen sich nicht wie verjagt und vergrämt in eine abgelegene Nische, sondern bleiben wachsam in der Nähe der fressenden Jungen und behalten sowohl zur Abwehr von Feinden als auch zum Fang weiterer Beute eine hohe Handelsbereitschaft. Auch sie kehren ab und zu zur Beute zurück, aber nicht, um hineinzubeißen, sondern nur um „nachzusehen“. Bei solchen Kontrollgängen drücken sie sich entweder seitlich an den fressenden Jungen vorbei, indem sie schräg an einer Röhrenwand entlang laufen, oder steigen — die Krallen an beiden Röhrenwänden einhakend — mit vorsichtigen Schritten über Beute und ansitzende Brut hinweg. Treten sie mit einem Bein auf ein Junges, nehmen sie es sofort mit leicht federnden Bewegungen zurück. Nicht selten kehren sie bald wieder um und gehen abermals über diese Stelle, als interessiere sie das Geschehen um die Beute ungemein, und der Beobachter kann sich mitunter des Eindrucks nicht erwehren, als drücke die Art, mit der sie sich schließlich neben der Brut niederlassen, volle Zufriedenheit mit dem Appetit der Jungen und der Verwendung der Beute aus. Hier glaubt man sozusagen „auf Schritt und Tritt“ die unmittelbare Wirksamkeit eines mütterlichen Fürsorgeinstinktes zu erkennen, und die Jungen scheinen einbezogen zu sein in die Welt der Mutter; dort aber herrscht der Eindruck vor, als wären die Jungen (wenigstens in den ersten beiden Wochen ihres Daseins) zu einem recht zweifelhaften Schmarotzerdasein verurteilt. Übrigens blieben derartige Verhaltensunterschiede bei einer ganzen Reihe von ♀♀ während der gesamten Brutpflege bestehen und ließen keinen Zweifel daran, daß es sich hier um verschiedene „Persönlichkeiten“ handelte, wie sie KAESTNER (1950, S. 47) auch unter seinen Springspinnen begegnet waren. Auch die Qualitäten einer „schlechten“ Mutter reichen jedoch vollkommen aus, um eine genügende Versorgung der Brut zu garantieren. Soweit es nun (wie meist) lediglich die Verhaltensunterschiede der Mütter während der ersten Mahlzeiten ihrer Jungen betrifft, könnten die Prädikate „gut“ und „schlecht“ auch gerade verkehrt gegeben sein; denn für die Jungen ergibt sich ein so zweckmäßiger Zusammenhang zwischen Futter-

bedarf und Futterabgabe, daß zu fragen ist, ob die scheinbare „Eigennützigkeit“ gewisser Mütter nicht vielmehr Ausdruck eines höchst sinnvollen Fürsorgeinstinktes ist. Solange nämlich die Jungen noch von ihrem Dottervorrat zehren, sättigt sich die Mutter nochmals gründlich; dadurch, daß sie während der ersten Fütterungen wiederholt zur Beute zurückkehrt, sie an verschiedenen Stellen beißt und einspeichelt, macht sie diese gerade für die jüngsten Stadien zweifellos besser zugänglich und vielleicht auch bekömmlicher. Dieser sinnvoll erscheinende Zusammenhang könnte aber ebenso ein Produkt des Zufalls sein, das die Ausbildung besonderer Instinkthandlungen solcher Art überflüssig gemacht haben mag; denn in das Bild vollkommener Zweckmäßigkeit will die Tatsache schlecht passen, daß die Mütter den Jungen die Nahrung zwischendurch entreißen und damit genau das Gegenteil von dem im vorhergehenden Abschnitt Gesagten tun: Sie machen sie (wenigstens vorübergehend) unzugänglich.

Die starke Reaktionsminderung, die sich bei allen ♀♀ wenigstens in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen ihrer Jungen einstellt und die bei „schlechten“ Müttern längere Zeit anhält, fügt sich schlecht in die Vorstellung, daß die ♀♀ mit der Eiablage in einen Brutpflegekreis eingetreten seien; denn dann wäre anzunehmen, daß die ihrer Disposition adäquaten Erschütterungsreize des Jungenlaufes gleichsam erwartet würden. Ich habe im vorigen Abschnitt von der Möglichkeit eines Reifungsprozesses der Instinkthandlung „Futterabgabe“ gesprochen. Das würde voraussetzen, daß es sich dabei tatsächlich um einen Fürsorgeinstinkt handelt. Dessen bin ich mir aber nicht sicher. Vier Müttern habe ich ihre Jungen 6 Std nach dem Schlüpfen genommen und nach 4—6 Tagen wieder ins Netz zurückgesetzt. Die Mütter empfingen sie nicht „freundlicher“ als am ersten Tage und waren ebensowenig auf diesen Besuch „eingestellt“ wie ♀♀, die noch vor der Eiablage standen. Statt irgendeines Anzeichens der Befriedigung darüber, daß der spezifische Schlüsselreiz ihre (angestauten) Fürsorgehandlungen nun endlich in Gang setzen würde, jagten sie ihre Jungen durch unruhiges Umherlaufen und häufiges Kontrollieren in Schlupfwinkel und waren schließlich, nachdem eine Beseitigung dieser Störungsursache nicht gelungen war, „vergrämt“. Weit deutlicher zeichnen sich in dem Gesamtverhalten der Spinnenmütter ihren Jungen gegenüber die auf S. 425 aufgezeigten Gesetzmäßigkeiten in der Reaktion auf wiederholte Reize bestimmter Qualität und Richtung ab, und diese halte ich zumindest für die *Reaktionsgrundlage, auf der sich diese Brutpflege entwickelt hat*. Ob der spezifische Reiz des Jungenlaufes im Laufe der phylogenetischen Entwicklung schon bedeutungsvoller geworden ist als irgendein andersartiger Erschütterungsreiz gleicher Intensität und somit den einer Brutpflegedisposition der ♀♀ adäquaten Schlüsselreiz darstellt, ließ sich

noch nicht erweisen. Die Auslösung wesentlicher Fürsorgehandlungen würde auf seiten der Spinnenmutter nicht unbedingt eine endogen gesteuerte Disposition erfordern. Die Hemmung vor dem Kindermord könnte der ausschlaggebende Steuermechanismus für diese Art von Nahrungsfürsorge sein. Dieser aber muß in jedem Falle bereits angeboren sein. Er könnte nicht durch Negativdressur und noch weniger durch reizspezifische Ermüdung oder Gewöhnung an den Jungenlauf zustande kommen. Die Fanghandlung als Reaktion auf einen bestimmten Erschütterungsreiz läßt sich nur dann durch Negativdressur unterbinden, wenn dieser erfahrungsgemäß mit Strafe oder wenigstens mit „Leerlauf“ (einem Leer-Ausgehen), kurz mit negativer Valenz, behaftet ist. Da die Jungen aber wie andere Spinnen genießbar und einem erwachsenen Tier gegenüber wehrlos sind, können sie selbst keine unangenehmen Erfahrungen mitgeben und deshalb in direkter Weise nichts zu diesem Dressurvorgang beitragen. Es muß deshalb schon angeborenermaßen ein Hemmungsmechanismus ausgebildet sein, der ein Junges für die Mutter spätestens bei genauerer Untersuchung als „un genießbar“ erscheinen läßt, damit eine Negativdressur überhaupt beginnen und schließlich so weit fortschreiten kann, bis die Mutter nicht einmal mehr auf die von Jungen erzeugten Netzerschütterungen reagiert. Auch wenn eine Brutpflegedisposition fehlen würde und der Jungenlauf nicht die Bedeutung eines Schlüsselreizes zur Auslösung von Fürsorgehandlungen erlangt hätte, wäre auf Grund einer solchen Negativdressur der besondere Erregungszustand der Spinnenmütter, der bis zum Nahrungserbrechen führen kann, sowie die Steigerung ihres Aktualspiegels (Erweiterung des Fangtapetums, anhaltende Bereitschaft zum Beutefang) in der Weise vorstellbar, daß die ♀♀ durch fortgesetzte Wahrnehmung eines nicht bedeutungslosen (wie er es nach Gewöhnung wäre), sondern ausgesprochen „negativen“ Reizes in Erregung versetzt werden und ihre angestaute Erregung an andersartigen, „positiven“ Reizen, die von einem Beutetier ausgehen, mit um so höherer Handlungsbereitschaft abreagieren. Tatsächlich ließ sich bei zwölf adulten ♀♀, die noch vor der Eiablage standen, sowie bei drei subadulten ♀♀ durch Beigabe von 8—15 Jungen eine Art Brutpflege in Gang setzen. Sogar zwei subadulte ♂♂ wurden dadurch scheinbar zu sorgenden „Vätern“ gemacht. Alle diese Individuen zeigten ein den Müttern recht ähnliches Verhalten, was freilich bei dem Mangel an spezifisch mütterlichen Fürsorgehandlungen keine besondere Leistung war. Anfangs vertrieben sie die Jungen durch große Aufregung und Verfolgung. Dann folgte eine mehrtägige Reaktionssperre gegenüber Beutereizen, aber schließlich fingen sie wieder Beute, ließen die herankommenden Jungen daran teilhaben und überließen ihnen diese sogar. Und doch kam kein rechtes Familienleben zustande. Die vorzeitig zu Müttern gemachten Tiere behielten

alle eine ziemlich starke Unruhe, die sich unter anderem in häufigerem Umherlaufen und wahrscheinlich vor allem in heftigerem Auftreten äußerte. Diese Stimmung übertrug sich auf die Jungen. Keines wagte sich recht allein zur „Stiefmutter“ (Einzelgänger geben eher Anlaß zu Kontrollen), und in keinem Falle sah ich eine Bettelreaktion. An großer Beute hingegen, an die die Jungen im Verband ohne weiteres gingen, berührten sie das erwachsene Tier vielfach; doch bin ich im Zweifel, ob die Futterabgabe (das Verlassen der Beute) auf demselben Mechanismus beruhte, da sie oft lange auf sich warten ließ. Es ist deshalb anzunehmen, daß sich die Muttertiere auf die Anwesenheit von Jungen dispositionsmäßig leichter einstellen, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, daß diese Grunddisposition lediglich eine altersbedingte ist und nichts weiter als eine größere „Duldsamkeit“ darstellt.

Auch Anhaltspunkte dafür, daß zwischen Mutter und Jungen über die anschließend besprochenen Reaktionen der Jungen auf mütterliche Lock- und Warnreize hinaus ein *Sozialkontakt*, hier im Sinne eines familiären Zusammengehörigkeits„gefühls“ besteht, haben sich kaum finden lassen. Zwei Beobachtungen deuten aber in diese Richtung. Werden Mutter und Junge ihres Netzes und Unterschlupfes beraubt, etwa beim Fang im Freiland oder beim Umsetzen in einen neuen, netzfreien Käfig, dann drängen sich die Jungen alsbald um ihre (oder eine fremde) Mutter, kriechen, wie ich durch mehrere Aufnahmen belegen kann, unter ihre Beine, ihren Körper oder steigen auf ihren Rücken. Anscheinend suchen sie Schutz. Wie sie zur Mutter finden, ist ungeklärt. In Ermangelung von Netzfäden können sie nicht von Netzerschütterungen geleitet werden. Vielleicht bieten Bodenerschütterungen oder optische Wahrnehmungen einen Ersatz dafür. Zur Klärung der Frage, ob die Jungen über die Anwesenheit und den jeweiligen Standort ihrer Mutter im Netz auch unabhängig von laufenden Erschütterungsreizen orientiert sind, habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, die zwar in Einzelfällen zu überraschenden Ergebnissen, im ganzen gesehen aber zu keinem zweifelsfreien Resultat geführt haben. Die meisten dieser Versuche zielten darauf ab, zuerst die Spinnenmutter durch starke und nachhaltige Einschüchterung in eine Seitenröhre zu „verweisen“, so daß sie zwar im Bereich des Unterschlupfes blieb, sich aber nicht mehr bewegte, und dann ein netzfremdes *Coelotes*-♀ mit Beute vor die Wohnröhre zu setzen. Mich interessierte, wie die Jungen sich verhalten, wenn das fremde ♀ die Beute bearbeitet oder einträgt, obwohl von vorneherein anzunehmen war, daß die Jungen durch die Bewegungen der fremden Mutter ebenso angelockt würden wie durch die der eigenen. Die Einschüchterung der Netzsassin ließ sich mit Hilfe von Attrappen und Strafreizen leicht erreichen. Weit schwieriger dagegen war es, die Umsetzung des fremden ♀ so durchzuführen, daß dieses den Netzwechsel

wenigstens eine Zeitlang nicht weiter bemerkte und deshalb keinen Anlaß zu Orientierungsgängen oder zur Flucht fand. Wie bei der Prüfung des bekannten „Umdrehreflexes“ von Netzspinnen nach dem Beutefang, die ich im Rahmen von Vorversuchen zur Orientierung von *Coelotes* vorgenommen habe, zog ich die Versuchstiere an Mehlwürmern, die sie unmittelbar nach dem Fang nicht loslassen wollten, auf eine runde, an einer Präpariernadel aufgespießte Scheibe aus Torf (Durchmesser etwa 4 cm), hob sie nach Durchsengung ihres Sicherungsfadens aus dem einen in den anderen Käfig und brachte sie durch weitere Bewegung ihrer Beute auf das fremde Netz. Dies glückte nach einiger Übung in der Regel, und die umgesetzten Tiere verhielten sich auf dem fremden Netz wie auf dem eigenen, d.h. sie waren vorerst ganz mit ihrer Beute beschäftigt. Die meisten Versuche scheiterten aber daran, daß die eingeschüchterte Netzinsassin allzufrüh wieder „Mut faßte“ und die Fremde angriff. Dann kam es jedesmal zu minutenlangen, hartnäckigen Ringkämpfen; denn beide ♀♀ verteidigten ihr wirkliches bzw. vermeintliches Revier und versuchten, sich gegenseitig mit den Vorderbeinen niederzudrücken. Bei keinem der hierbei beobachteten etwa 20 Kämpfe gab es Körperverletzungen. Immer ergriff schließlich die netzfremde Spinne die Flucht, und die Revierverteidigerin gab ihr die Möglichkeit dazu, indem sie ihr höchstens mit einem Scheinangriff nachstellte. Nur zweimal verließen bei diesen Versuchen Junge die Kinderstube, beim einen zwei, beim anderen ein Stück. Sie waren offensichtlich durch die Putzbewegungen des am Röhreneingang neben der Beute sitzenden fremden ♀ alarmiert worden. Alle Jungen liefen aber überraschenderweise nicht zu diesem hin, sondern auf direktem Wege zu der fast ebenso weit entfernten, völlig unbeweglich in einer Seitenröhre kauern den eigenen Mutter und bettelten sie an.

III. Lock- und Warnsignale

a) **Locksignale.** Aus Protokollwiedergaben und gelegentlichen Bemerkungen ging bereits mehrfach hervor, daß die *Jungen über das Vorhandensein von Beute in irgendeiner Weise verständigt werden*. Wie auf ein Alarm-signal hin beginnen nach dem Beutefang der Mutter plötzlich einzelne von ihnen, dann immer mehr in der Kinderstube hin- und herzulaufen. Die Erregung pflanzt sich rasch fort. Bald verlassen sie ihren Aufenthaltsort, um sich dann nach und nach an der Futterquelle einzustellen. Dabei fällt sogleich auf, daß die Mehrzahl der Jungen recht ziellos umherstreift und keineswegs gerichtet auf die Beute zueilt. Sie werden offensichtlich nur alarmiert und suchen dann herum, bis sie auf Genießbares stoßen. Dies ist recht wörtlich zu nehmen; denn sie bemerken die Nahrung oft erst dann, wenn sie mit den Vordertarsen darauftreten. Man sieht nicht ohne Verwunderung, wie viele scheinbar völlig blind dicht neben

dem Körper eines Mehlwurmes entlanglaufen, bis sie plötzlich auf eine Stelle treten, an der der Röhrenboden neben der Beute durch den Einspeichelungsprozeß oder durch herausgequollene Beutesäfte naß geworden ist. Dann bleiben sie stehen, senken wie reflektorisch ihren Vorderkörper und beginnen zu saugen. Erst wenn ihnen diese Futterquelle zu knapp geworden ist, suchen sie im Umkreis und finden schließlich die Beute selbst. Das Verhalten anderer Individuen aber, die gelegentlich aus geringer Entfernung direkt auf die Beute zueilen, macht es wahrscheinlich, daß die Jungen auf kurze Entfernung durch chemische, vielleicht sogar durch optische Reize zur Beute gelenkt werden. Auf die Feststellung einer anlockenden Wirkung des Nahrungsgeruches wurde auf S. 480 bereits eingegangen. Hier interessieren nun in erster Linie die auf größere Entfernung (über etwa 1 cm) wirksamen Lockreize. Schon das richtungslose Umherschauen der meisten Jungen macht es unwahrscheinlich, daß sie chemotaktisch angelockt werden. Daß eine derartige alarmierende Wirkung vom Beuteduft allein nicht ausgeht, ließ sich experimentell erweisen.

Bei einer Reihe solcher, an verschiedenen Bruten angestellten Versuche wurden nach Entfernung der Muttertiere unter möglichsten Vermeidung einer Netzerschütterung teils frisch getötete und an mehreren Stellen angeschnittene, teils von den Müttern vorher überwältigte und eingespeichelte Mehlwürmer 2,5–5 cm vom Aufenthaltsort der Jungen entfernt in die Wohnröhre gelegt. Die Reaktion auf ein derartiges Beuteangebot war immer die gleiche: Die Masse der Jungen wurde durch Duftstoffe nicht offensichtlich und zumindest nicht so schnell alarmiert. Einzelne, vielleicht zufällig des Weges kommende oder vom Hunger umhergetriebene stießen auf die Nahrung und nahmen sie gerne an; aber es blieb lange bei diesen einzelnen. Erst nach Stunden (die genauen Zeiten habe ich nicht notiert) wuchs ihre Zahl beträchtlich. Dann ging offenbar von den um die Futterquelle sich summierenden Netzerschütterungen durch die Bewegungen der Jungen selbst ein Reiz aus, der andere anlockte (vgl. S. 515). Im Laufe der Zeit (meist während der folgenden Nacht) finden die Jungen auch ohne mütterliche Locksignale zu einer völlig bewegungslosen Nahrungsquelle. Mit der alarmierenden Wirkung aber, die die Spinnenmutter erzielt, läßt sich dieses allmähliche Auffinden des Futters nicht vergleichen. Die Gegenprobe, durch Zurücksetzen der Mutter angestellt, liefert dafür den schlagenden Beweis.

Die Lockwirkung war also in taktilen Reizen zu suchen, die durch spezifische Netzerschütterungen als Folge von bestimmten Bewegungen der Mutter hervorgerufen werden. Der Suche nach diesen *taktilen Auslösern im Sozialverhalten* wurde erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt; denn solche sind für die vergleichende Verhaltensforschung von besonderem Interesse, weil ihrer bisher nur wenige bekanntgeworden sind. Sie treten im Tierreich gegenüber visuellen, auditiven und chemischen Auslösern stark in den Hintergrund (vgl. TINBERGEN 1948, S. 8–18). Nun ist es keineswegs überraschend, daß soziale Spinnen wegen ihres (im Vergleich zu ihren übrigen Sinnesorganen) bestentwickelten Tastsinnes gerade taktile Auslöser entwickelt haben. TINBERGEN (ebenda,

S. 20) nennt es „a significant fact, that visual releasers are found in groups with highly developed eyes, chemical releasers in animals with good chemical receptors, auditory releasers in only in groups with specialized acoustic organs, and so on“. Da ich nun alsbald ein ganz spezifisches und höchst wirksames Warnsignal der *Coelotes*-Mutter in Form eines Erschütterungsreizes feststellen konnte, konzentrierte sich die Suche auf ein entsprechendes Locksignal. Ein solches erwies sich jedoch als weit weniger evident und unmittelbar wirksam, und seine Feststellung wurde auch dadurch erschwert, daß ich durch eine der allerersten Beobachtungen (s. unten: Netzrütteln) und durch weitere Wahrnehmungen (beispielsweise das manchmal schlagartige Ausschwärmen der Jungen) in der Meinung befangen war, es müßte sich dabei um eine ganz stereotype Bewegung der Spinnenmutter handeln. Es war deshalb notwendig, alle irgendwie auffallenden Bewegungen der ♀♀ nach dem Beutefang, auch Unterschiede in der Gangart eines Individuums zu registrieren, auf die Regelmäßigkeit und Situationsbedingtheit ihrer Wiederholung und auf ihre Lockwirkung hin zu prüfen, nach Möglichkeit durch Imitation. Mit der folgenden Besprechung der wichtigsten und als Auslöser verdächtigsten Bewegungen wird gleichzeitig eine Art *Inventar der Bewegungen* zusammengestellt, das an anderer Stelle durch die Beschreibung des Intentionstrippelns, des Ruckens usw. noch ergänzt wird.

Das Netzrütteln. Die *Coelotes*-Mutter hängt sich in Vertikalstellung, den Kopf nach oben, mit ziemlich stark gekrümmten Beinen an die Röhrenwand und versetzt ihren Körper und damit auch das Netz durch wiederholtes leichtes Abwinkeln der Beine in Schwingungen (etwa sieben Schwingungen in 2 sec). Es sieht wie ein kurzes Rütteln am Netz aus; ist jedoch auffallend sanft. Zu diesem Zweck wird die Röhrenwand eigens erklommen und gleich anschließend wieder verlassen, was dieser Handlung den Ausdruck einer besonderen Verkündigung verleiht. Dazu kommt noch, daß die Mutter die an die Kinderstube grenzende Röhrenwand besteigt und sich mit ihrer Mitteilung an die Jungen zu wenden scheint. Die Handlung kommt deshalb dem, was wir uns unter einem Herbeilocken der Jungen durch Erschütterungssignale vorstellen, wohl am nächsten. Gleich bei der ersten *Coelotes*-Brut, die ich hielt und an der ich die Brutpflege erstmals beobachtet habe, sah ich dieses Netzrütteln, nachdem die Mutter einen Mehlwurm gefangen hatte. Und wegen der auffallend stark alarmierenden Wirkung auf die Jungen war ich vorerst davon überzeugt, daß es sich dabei um *das* Locksignal schlechthin handeln würde; doch mußte ich fast 2 Jahre warten, bis ich dieses Verhalten überhaupt wieder sah! Insgesamt habe ich es nur viermal beobachtet, jedesmal an anderen ♀♀, aber nur bei solchen, die Junge hatten. In einem Falle erfolgte es nach

der Fütterung mit Drosophilen, sonst nach dem Fang großer Beute. Immer wurde es in gleicher Weise an der Röhrenwand ausgeführt, und jedesmal hatte es eine ausnehmend starke Lockwirkung zur Folge: Die Jungen schwärmten schlagartig aus und liefen sehr erregt, aber ziellos in der Wohnröhre herum. Die Reaktion der Jungen beweist, daß es sich um weiche Schwingungen, nicht um ein Reißen (etwa dem Rücken vergleichbar) gehandelt haben muß, sonst hätten sie sich phobisch verhalten.

Das Körperzittern. Die Mutter sitzt vorher ruhig da oder hält im Lauf inne und zittert plötzlich kurz und schwach, aber mit bloßem Auge gut sichtbar, am ganzen Körper. Das Zittern wurde im ganzen ziemlich oft, am Einzeltier aber nur gelegentlich beobachtet. Es erfolgt an irgendeiner Stelle des Netzes, also auch außerhalb der Wohnröhre. Stets verrät es eine starke Erregung, ist nach schweren Kämpfen mit Käfern, nach längerer Sendung von Vibrationen, nach dem Schlüpfen der Jungen und nach ähnlichen Anlässen zu beobachten; doch stellt es sich ziemlich unberechenbar ein. Eine Lockwirkung auf die Jungen war nicht festzustellen, sie wäre zumindest sehr undeutlich gewesen. Das eine ♀, das Nahrung erbrach, zitterte öfters, jedoch nicht regelmäßig bei diesem Akt. Es war nicht zu entscheiden, ob Junge, die auf kurze Entfernung auf die Mutter zueilten, durch das Körperzittern oder durch den Geruch der erbrochenen Substanz angelockt worden waren. Da Erbrechen und Zittern wohl die Folge eines besonderen Erregungszustandes waren, wäre es denkbar, daß mit zunehmender Verbreitung dieser Fütterungsweise auch das Zittern zu dem speziellen Lockreiz werden könnte. Das *Körperzittern der Jungen* hingegen, das ebenfalls in Momenten starker Erregung vorkommt, scheint als „Ausweis“ der Mutter gegenüber Auslöserfunktion erlangt zu haben (vgl. S. 395).

Das Chelicerenwackeln. Beide Chelicerengrundglieder werden einige Male wackelnd hin- und herbewegt, und zwar entweder seitwärts oder auch vorwärts. Dies ist gelegentlich dann zu sehen, wenn die Spinnen eine kleine Beute frei zwischen den Cheliceren halten. Ich bin mir noch nicht im klaren darüber, ob die Bewegung lediglich zur Entspannung der Muskulatur dient oder zur Erweiterung der Beutewunde. Die dadurch verursachten Netzerschütterungen kommen als Lockreiz in Frage, doch habe ich eine unmittelbare Wirkung nicht beobachten können.

Palpendehnen. Nachdem eine Spinne vorher wenigstens einen Augenblick bewegungslos dagesessen war, führt sie beide Palpen vor den Cheliceren zusammen und bewegt sie dann gleichzeitig oder kurz hintereinander einmal in Kopfhöhe langsam nach außen. Sie bleiben dabei mehr oder minder abgewinkelt und berühren das Netz nicht. Das

Palpendehnen erinnert stark an die Dehnungsbewegung eines Menschen, bei der die gebeugten, in Schulterhöhe erhobenen Arme nach rückwärts und außen gezogen werden, und hat vermutlich denselben Zweck. Es wurde nicht oft und nur nach dem Beutefang beobachtet. Mitunter erfolgte es schon gleich nach dem Einspeicheln, meist aber erst in längeren Putz-Pausen. In Einzelfällen gingen dem Dehnen Zeichen einer Erregung voraus: Die ♀♀ trippelten etwas mit den Beinen, klopfen mit den Palpen leicht aufs Netz und dehnten sich dann. Vom Dehnen allein ging verständlicherweise keine Lockwirkung aus.

Palpenfächeln. Beide Palpen werden abgewinkelt vor den Cheliceren zusammengeführt, etwas gehoben und im Gegensinne einige Male schnell fächelnd auf- und abbewegt. Wahrscheinlich werden dabei ihre Borsten zur Beseitigung von Schmutz leicht gegeneinander gerieben. Es erinnert an das Abstreifen der Hände aneinander. Auch das Palpenfächeln wird nur gelegentlich und nur nach dem Beutefang ausgeführt und geht den intensiveren Putzbewegungen voraus. Es ist ebenfalls kein wirksames Locksignal. Einzelfälle, bei denen ein *Palpenstreichen* über den Lateralrand der Cheliceren und ein *Palpenklopfen* auf das Netz eine starke Lockwirkung erzielt haben, werden unten noch besprochen.

Alle bisher genannten Bewegungen und insbesondere diejenigen von ihnen, denen eine stark alarmierende Wirkung zukommt, werden von den Spinnenmüttern viel zu selten ausgeführt, als daß eine als Signalreiz für die *regelmäßig* erfolgende Anlockung der Jungen in Betracht käme. Die Suche nach einer speziellen Lockbewegung war vergeblich. Erst im Laufe der Zeit stellte sich heraus, daß die *Lockwirkung gar nicht von einem bestimmten Erschütterungsreiz ausgeht, der durch eine stereotype Bewegung erzeugt würde, sondern auf einer Reihe verschiedenartiger Bewegungen beruht, die einander ersetzen können.* Eine solche Auslöserfunktion kommt sowohl den Putzbewegungen, als auch den Laufbewegungen beim Überspinnen der abgelegten Beute und den rhythmischen Schwingungen beim Einspeichelungs- und Saugakt zu. Sie werden anschließend in der Reihenfolge ihres Wirkungsgrades — mit dem stärksten beginnend — besprochen; ihre zeitliche Aufeinanderfolge ist in der Regel gerade umgekehrt.

Die Putzbewegungen. Putzbewegungen werden regelmäßig nach Beutefang und Nahrungsaufnahme ausgeführt, können aber auch durch starke Erregung, beispielsweise nach dem Kampf mit anderen Spinnen (auch wenn es gar nicht zum Biß kam), bei der Paarung oder nach Einwirkung extremer Temperaturen, ausgelöst werden (Übersprungen). Sie lassen sich nach Umfang und Intensität grob in drei Stufen gliedern: 1. Palpenputzen, 2. Palpen- und Beinputzen und 3. Palpen-, Bein- und Körperputzen. Solange nicht die Verletzung oder schmerzhafte Reizung einer Extremität oder einer Körperstelle zu sofortiger,

gesonderter Behandlung des betroffenen Körperteils veranlaßt, beginnt die Putzaktion immer mit dem Palpenputzen und weitet sich in der genannten Reihenfolge aus. Vielfach bleibt es bei der ersten oder zweiten Stufe. Die Erreichung der dritten scheint Ausdruck eines besonderen Wohlbehagens zu sein.

Das Palpenputzen hat noch zwei Vorstufen. Ein schwaches, mit bloßem Auge oft kaum wahrnehmbares unregelmäßiges Zucken der Palpen kündigt an, daß sich der Putzreflex einstellt. Anschließend werden beide Palpen synchron mehrmals nach unten geführt, wobei sie in den Putzrhythmus einschwingen und dabei eine Kopf- und Chelicerenreinigung vornehmen. Dabei wird ein Palpus gehoben, über den Augen angesetzt, dann mit seiner Patella über den Chelicerenbuckel gerieben und entlang des Lateralrandes der Cheliceren abwärts gestrichen, worauf schließlich das Palpenende meist noch locker unter die halbausgeschlagene Cheliceren-Klaue genommen, aber nicht abgekaut wird. Der putzende Palpus ist dabei um die Patella fast rechtwinklig gebeugt, Tibia und Tarsus stehen in gerader Linie. Nur ein Palpus ist jeweils in Aktion, der andere hängt etwas tiefer und macht die Bewegungen des anderen synchron im Leerlauf mit. Erst dann werden die Palpen richtig geputzt, d. h. von vorne her zwischen die beiden Grundglieder der Cheliceren oder zwischen die halbausgeschlagene Klaue und den Falzrand der gleichseitigen Chelicere gesteckt, in einem bestimmten Rhythmus abschnittsweise wieder herausgezogen und dabei der Länge nach bekaut. Es wird jeweils nur ein Palpus bearbeitet, der andere macht die Bewegungen im Leerlauf mit, d. h. er schwingt im gleichen Rhythmus abwärts. Beim *Putzen der Beine* werden die Extremitäten in ganz unregelmäßiger und oft unvollständiger Reihenfolge zu den Cheliceren geführt und ebenso wie die Palpen abschnittsweise der Länge nach bekaut (Abb. 24). Wird ein Bein behandelt, schwingen beide Palpen im Leerlauf mit. Außerdem werden noch einzelne Beine aneinander gerieben, nachdem sie stark abgewinkelt und angezogen worden sind. So können an einer Körperseite gleichzeitig Bein II gegen Bein I und dieses gegen den Palpus gerieben werden. Zwischendurch wird dann Bein II gegen Bein III, III gegen IV gerieben, wobei entweder III über das aufgesetzte IV gestrichen oder beide, gehoben, gleichzeitig aneinander gerieben werden. Bei der *Körperreinigung* putzte beispielsweise ein ♀ mit dem Tarsus des IV. linken Beines nacheinander die Spinnwarzen sowie die Dorsalseite der Patella und Tibia des gleichseitigen III. Beines, anschließend mit den beiden Endgliedern des IV. rechten Beines die rechte Abdomen-Unterseite von der Epigastralfurche bis zu den Spinnwarzen, dann mit Tarsus und Metatarsus des III. rechten Beines das Sternum und die Coxen; mit dem Tarsus des gehobenen und weit vorgezogenen Beines IV rechts bürstete es dann die Dorsalseite des Abdomens ab und scheuerte schließlich mit dem Femur des stark an den Körper angezogenen III. Beines links die Seitenfläche des Cephalothorax.



Abb. 24. Bein Putzen bekaut ein ♀ gerade sein linkes Vorderbein. Der Palpus dieser Seite ist angehoben

Durch das stückweise Bekauen von Palpen oder Beinen sowie durch die synchronen Leerlaufbewegungen unbearbeiteter Palpen wird der ganze

Spinnenkörper in Schwingungen versetzt, deren Frequenz vom Rhythmus der Kaubewegungen abhängt. Bei der Reinigung jeder Extremität entsteht eine Schwingungsfolge; dann tritt eine kurze Pause ein, ehe dieselbe Extremität nochmals bekaut wird. Bei Extremitätenwechsel ist diese Pause etwas länger. Die Zahl der Schwingungen einer Folge schwankt nach einigen Notizen zwischen 7 und 30 und liegt im Durchschnitt bei 16. Die mittlere Frequenz beträgt 2,75 pro Sekunde (Schwankungsbreite: 2,2—3,6). [Beispiele für Schwingungsfolgen, die jeweils bei Bearbeitung einer Extremität (Palpen oder Beine) entstanden sind und von einem ♀ im Verlauf einer Putzaktion erzeugt wurden: 7 Schwingungen in 2,8 sec; 15 in 4,8; 11 in 4,6; 16 in 5,2; 14 in 4,8; 20 in 7,6; 30 in 10,0.] Diese Schwingungen übertragen sich auf das Netz und werden auf diesem Wege zu taktilen Lockreizen für die Jungen. Ihre Reizwirkung hängt überraschend stark von der Natürlichkeit des Putzrhythmus sowie der Schwingungsübertragung auf das Netz ab. Das beweist die Schwierigkeit, sie zu imitieren.

Der Versuch, die Schwingungen ebenso wie Lauferschütterungen auf Tonband aufzunehmen und zu reproduzieren, erwies sich als enttäuschungsreich. Um die sich putzende Spinne nicht zu stören, muß der Tontaster schon vorher von unten her ans Netz gelegt werden; dabei errät man selten die Stelle, an der das ♀ sich später putzt, ja es hatte sogar den Anschein, als würde es gerade diese Stelle meiden, weil, es merkt, daß hier dem Netz etwas anliegt. Als dann endlich einige Aufnahmen zustande gekommen waren, war von dem Erwarteten kaum etwas zu hören und folglich auch mechanisch entsprechend wenig zu reproduzieren. Die Schwingungen mußten deshalb manuell imitiert werden. Zwar war der richtige Rhythmus durch die häufige Beobachtung des Putzens weitgehend eingeprägt und ließ sich durch eine bestimmte Zähltechnik noch festigen; doch bedurfte es von Versuch zu Versuch einer vorherigen Übung, bis jener weiche „Tremor“ in die Hand kam, der neben dem erforderlichen Rhythmus eine geringe und gleichmäßige Intensität gewährleistete. An manchen Tagen gelang es auf Anhieb, an anderen gar nicht. Mit der richtigen Frequenz und Intensität allein aber war an Lockwirkung nur wenig zu erreichen. Erst durch verschiedenartige Manipulationen konnte das Fehlende oder Störende gefunden und damit in groben Umrissen erkannt werden, worauf es ankommt. Zupft man beispielsweise mit einer spitzen Nadel im erforderlichen Rhythmus leicht am Netz, ist die Wirkung auf die Jungen eher eine phobische als eine tropische. Wahrscheinlich wirken die dabei entstehenden höheren Frequenzen und steileren Amplituden abschreckend. Etwas besser ist daher die Wirkung, wenn die Nadel an einem Einzelfaden oder an der Kante einer Netzöffnung angestrichen wird; doch ist die direkte Arbeit am Netz recht schwierig. Erfolgreicher und auch natürlicher ist es, ein totes ♀ in die Wohnröhre zu setzen und die Lockreize durch Anstreichen der Nadel an einer Extremität zu erzeugen, die dazu am zweckmäßigsten nach oben gestreckt wird. Getrocknetes Alkoholmaterial eignet sich dafür schlecht; denn die starr abstehenden Beine lassen sich der Rundung des Röhrenbodens nicht genügend anpassen. Beim Streichen entstehen dann Kippbewegungen, die durch vermehrte Reibung die Reizqualität verändern. Man muß die Putzbewegungen an einem frisch getöteten, schmiegsamen und gelenkigen Alttier imitieren. „Putzt“ man einige Zeit ohne Unterbrechung, dann ist die Wirkung wiederum erstaunlich gering. Es fehlen

die Pausen. Diese heben offenbar die Aufmerksamkeit der Jungen und lassen ihnen den wiedereinsetzenden Reiz um so „verlockender“ erscheinen. Man muß also ganz im natürlichen Putzrhythmus arbeiten und entsprechend der oben genannten Frequenz und Schwingungsfolge zwischen etwa 5 und 15 Schwingungen variieren und zwischen jeder Folge eine kürzere oder längere Pause lassen. Besser als vom Gesamterfolg kann man sich oft von der Wirksamkeit der Pausen überzeugen, wenn man die Annäherung einzelner Jungen genau verfolgt. Da kommt eines zögernd näher und bleibt in einiger Entfernung stehen. Man glaubt es ihm förmlich anzusehen, wie es dieser durchaus unteroptimalen Imitation mißtraut. Als Anfänger in diesem Handwerk ist man verständlicherweise versucht, die Lockbewegungen durch Verzicht auf jede Pause zu intensivieren. Da kehrt das Junge um und läuft zurück! Ein andermal ist ein Junges wieder halb herbeigelockt. Kühl zählend macht man die Pause. Das Junge bleibt stehen, und sobald die Putzbewegungen wieder einsetzen, kommt es heran. Ob es nun in jedem Falle nur das Fehlen von Pausen oder eine sonstige Unbeherrschtheit seitens des Experimentators war, die ein Junges vertrieben hat, ließ sich im Einzelfalle freilich schwer entscheiden. Als Beispiel für die Lockversuche gebe ich hier ein Versuchsprotokoll wieder:

Die etwa 60—80 Jungen einer Brut sind 5 Tage alt und haben noch keine Nahrung zu sich genommen. Das ♀ hat seit dem Schlüpfen der Jungen noch keine Beute gemacht. Zu Beginn des Versuches wird das ♀ aus der Wohnröhre gelockt, abgefangen und aus dem Käfig genommen. Absichtlich verursachte starke Netzerschütterungen sollen Angriff und Kampf vortäuschen. Die Jungen sitzen bewegungslos. Sofort nach Wegnahme der Mutter wird ein von einem anderen ♀ inzwischen abgetöteter Mehlwurm dicht vor die Röhrenmündung gelegt und eine Ruhepause von 5 min eingeschaltet. Während dieser beginnen sich die Jungen wieder zu regen. Dann streiche ich mit einer Nadel im Putzrhythmus an der Kante eines kleinen Loches im Tapetum, dicht neben dem Mehlwurm. Die Jungen werden zusehends lebhafter und betasten sich gegenseitig. Nach 3 min kommt ein Junges allmählich bis auf 1 cm heran und kehrt — trotz eingeschalteter Putzpausen — wieder um. Zur Prüfung etwaiger Geruchsanlockung stelle ich das „Putzen“ ein und streiche auf den angebotenen Mehlwurm, der mir nicht mehr frisch genug aussieht, den Saft eines *Coelotes*-♂. 20 min vergebliches Warten. Die Jungen sind inzwischen wieder ruhiger geworden. Dann werden mit dem Tongenerator Frequenzen verschiedener Höhe und Intensität erzeugt, und die Vibrationsnadel wird direkt an den Mehlwurm gehalten. Die Frequenzen 1 und 2 kHz bleiben unbeantwortet; bei etwa 173 Hz erschrecken die Jungen wegen der stärkeren Amplituden, desgleichen bei 70 und 50 Hz; mit 20 Hz ist ein Junges (das gleiche wie vorhin?) auf 1 cm heranzulocken; dann duckt es sich erschreckt und flieht zurück. Weiteres Vibrieren mit 16—20 Hz hat keinen Erfolg. Eine vorübergehende schwache Unruhe der Jungen legt sich schnell. Ich setze nun vorsichtig ein frisch getötetes *Coelotes*-♀ neben den Mehlwurm und „putze“ — stets mit Pausen — durch Anstreichen einer Nadel an dessen Palpen und Vorderbeinen. Wieder bemächtigt sich eine stärkere Unruhe der Jungen, aber sie bleiben in der Kinderstube. Nach 10 min wird durch starke Netzerschütterungen eine Kampfhandlung vorgetäuscht. Die Jungen sitzen wie erstarrt. Während der anschließenden Pause von 4 min werden sie wieder lebhaft, kommen aber nicht heraus. Dann „putze“ ich wieder. Nach 3 min sind vier Junge am Mehlwurm; sie sind auf direktem Wege herbeigelaufen. Nun warte ich 20 min, ob auch ohne Putzbewegungen weitere angelockt werden. Inzwischen krabbeln die vier Ankömmlinge um die Nahrung herum und wollen nicht recht anbeißen. Sie entfernen sich 3—5 mm weit, kehren wieder zum Mehlwurm zurück, betasten ihn, laufen an ihm entlang,

saugen ein wenig. In diesen 20 min ist nur ein weiteres Junges herausgekommen. Dann „putze“ ich 20 min lang mit folgendem Ergebnis:

Nach 4 min weitere	2 Junge,
nach 5 min weitere	2 Junge,
nach 7 min weitere	2 Junge,
nach 9 min weitere	2 Junge,
nach 11 min weiter	1 Junges,
nach 16 min weiter	1 Junges,
nach 20 min weitere	2 Junge.

Summe: 12 Junge in 20 min herbeigelockt.

(Nach 18 min waren zwei weitere Junge bis auf 1 cm herangekommen, kehrten aber wieder um.) Außer den an die Beute gelockten Jungen laufen etwa 15 Junge in der Wohnröhre umher. Daraufhin stelle ich meine Tätigkeit für weitere 20 min wieder ein. Während dieser Zeit gehen fünf Junge zurück, vier kommen herbei, doch ist fraglich, ob sie nicht schon am Futter gewesen sind. In den nächsten 20 min lassen sich neun heranlocken, sechs verlassen die Futterquelle. Insgesamt sind jetzt 19 Individuen am Mehlwurm und saugen. Dann wird die Brut in Ruhe gelassen. Eine Stunde später sitzt — grob geschätzt — die Hälfte der Jungen am Mehlwurm. Es herrscht ein ziemlich lebhafter Verkehr zwischen Kinderstube und Futterquelle. Die Jungen alarmieren sich nun gegenseitig.

Der zahlenmäßige Gesamterfolg dieser manuell imitierten Lockreize war — gemessen am Lockeffer des Originals — freilich sehr bescheiden, aber stets eindeutig. Wesentlich bessere Resultate als bei dem soeben mitgeteilten Versuch konnten auch bei älteren Jungen nicht erzielt werden; allerdings habe ich nicht versucht, die Lockwirkung durch Hunger zu steigern.

Bewegungen beim Umspinnen der Beute. Stark alarmierend sind auch die Bewegungen der Spinnenmutter beim Umspinnen der gelähmten Beute. Als Auslöser wirken dabei — soweit ich erkennen konnte — lediglich die Netzerschütterungen, die durch den Gang des ♂ beim Auslegen der Fäden verursacht werden. Dieser ist besonders langsam und ruhig, man möchte fast sagen bedächtig. Die erzeugten Schwingungen bleiben im Bereich tieferer Frequenzen und haben geringere Amplituden als beim zügigeren Lauf des ♀ oder gar bei der Flucht von Beutetieren. Das Umspinnen der Beute ist in verschiedener Hinsicht sehr merkwürdig und erweckt von allen Bewegungen der *Coelotes*-Mutter am stärksten den Verdacht, daß es nicht nur ein Locksignal schlechthin ist, das den Jungen das Vorhandensein von Futter anzeigt, sondern darüber hinaus auch ein hochentwickeltes Verständigungsmittel, in dem Angaben über Größe und Lageort der Beute enthalten sind. Es erfolgt nämlich in verschiedener Weise, je nachdem, ob es sich bei der gelähmten und in der Wohnröhre abgelegten Beute um große oder kleine Objekte handelt. Bei kleinen bleibt die Spinne auf der Stelle, dreht sich mehrmals um sich selbst und zieht dabei Fadenkreise um das Opfer (Kreis-Spinnen); bei großen hingegen geht sie, das fadenziehende Abdomen wie beim Netzbau links und rechts schwenkend, mehr oder minder weite Strecken in der Wohnröhre hin und her (Zickzack-Spinnen). Beide Bewegungen-

weisen erinnern unwillkürlich an den Rund- und Schwänzeltanz der Bienen, und weil auch bei ihnen eine Auslöserfunktion offensichtlich ist, liegt die Vermutung sehr nahe, sie könnten ähnliche Informationen enthalten wie die Bienensprache. Fassen wir die beiden Formen des Umspinnens gesondert ins Auge, zunächst das *Umspinnen kleiner Beuteobjekte*. Das Kreis-Spinnen führt *Coelotes* bei solchen Beutetieren aus, die ihrer Größe und ihrem Gewicht entsprechend zur Lähmung und Einspeichelung nicht auf dem Netz liegen gelassen, sondern frei zwischen den Cheliceren gehalten werden. Bei meinen Beobachtungen waren dies aus der Reihe der verwendeten Versuchstiere hauptsächlich Kleinspinnen, beispielsweise *Macrargus rufus* (4—4,5 mm), *Stemonyphantes lineatus* (4—5 mm), ebenso große Jungtiere von *Trochosa*, *Lycosa*, *Xerolycosa*, *Tegenaria*, *Agelena*, *Cicurina* u. a. sowie Ameisen (*Myrmica*, *Lasius*). Nur lebend gefangene Beute wurde umspinnen, nicht dagegen aufgenommene oder gereichte tote Nahrung. Der typische Handlungsverlauf ist folgender: Die Spinne trägt eine kleine Beute sogleich nach dem Fang auf dem Tapetum in ihren Wohnraum. Dort bleibt sie ungefähr 1—3 min lang ruhig auf einer Stelle stehen, hält die Beute zwischen den Cheliceren und speichelt sie ein. Dann legt sie sie ab, bringt durch Abdomensenkung ihre Spinnwarzen auf den Boden und dreht sich über der Beute in einer Richtung mehrmals vollständig um sich selbst, dann nochmals wenige Male in der Gegenrichtung. Dabei zieht sie dünne, mit bloßem Auge schwer erkennbare Fäden annähernd kreisförmig um die Beute, die aber nur im Idealfall den genauen Mittelpunkt dieser Fadenkreise bildet. Vor dem Wechsel der Drehrichtung spinnt sie zweimal in entgegengesetzter Richtung über die Beute hinweg und zieht auf diese Weise den Durchmesser zu den Kreisen, der meist ein Stück über den Kreisbogen hinausgeht. Daraufhin hebt sie die Beute wieder auf und speichelt sie weiter ein oder saugt an ihr. Das Umspinnen wird am gleichen Objekt nicht wiederholt. Abb. 25 veranschaulicht die gesponnene Figur.

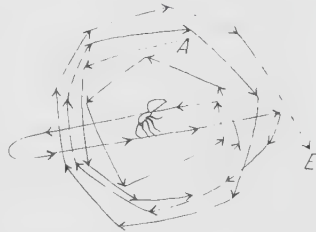


Abb. 25. Der Fadenverlauf beim Überspinnen kleiner Beute (Kreis-spinnen). A Anfang, E Ende. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind die Fadenspiralen etwas auseinandergezogen. In Wirklichkeit überdecken sie sich wenigstens zum Teil. Etwa 2:1

Im einzelnen wird die Handlung auch vom gleichen Tier und bei derselben Beuteart recht beliebig variiert. So werden die Drehungen entweder nach links oder nach rechts begonnen, und nicht selten unterbleibt die anschließende Drehung in der Gegenrichtung. Die Summe vollständiger Drehungen in beiden Richtungen betrug auffallend oft fünf, also sonderbarerweise eine ungerade Zahl. Die Spinnen drehten

sich dann zwei(drei)mal nach links und drei(zwei)mal nach rechts oder umgekehrt oder (selten) fünfmal in derselben Richtung. Bleibt es bei einer Richtung, ist auch die Zahl der Umdrehungen in der Regel entsprechend gering. Ferner können die Radien der einzelnen Fadenkreise sogar beim Umspinnen des gleichen Beuteobjektes sehr verschieden groß sein und die Kreise selbst verschiedene Mittelpunkte haben. Nicht selten werden die Drehungen unvollständig, also um weniger als 360° , ausgeführt. Die Ablage der Beute erfolgt mitunter erst zwischen den Drehungen in der ersten Richtung oder vor der Richtungsänderung. Das Überspinnen der Beute wird dann erst am Schluß nachgeholt oder ganz weggelassen. In Ausnahmefällen wurde die Beute überhaupt nicht abgelegt oder ihre Ablage durch eine Senkung des Vorderkörpers bloß angedeutet. Einige Beispiele für die *Lockwirkung*, die vom Kreis-Spinnen ausgeht, sollen die Beschreibung dieser Handlung vervollständigen:

a) Ein ♀ hat einen *Macrargus* eingetragen, legt ihn nach kurzem Einspeicheln ab, dreht sich zweimal nach links im Kreis herum, spinnst über die Beute hin und zurück, faßt sie wieder und speichelt weiter ein. Schon während des Umspinnens werden vier Junge in der Kinderstube, die dem ♀ am nächsten sitzen, unruhig, und gleich nachdem die Mutter die Beute wieder aufgenommen hat, kommen zwei von ihnen herbei, eines bettelt sie durch Bestreichen eines Vorderbeines an und erhält den Bissen.

b) Ein anderes ♀ hat einen *Lepthyphantes* eingetragen. Während der Einspeichelung wendet sich ein Junges, das 3 cm entfernt außerhalb der Wohnröhre in einem Zwischengewebe sitzt, der Mutter zu, kommt dann etappenweise heran und bettelt. Die Mutter wendet sich ab und bekaut die Beute. Das Junge läuft die Wohnröhre entlang. Ein anderes Junges kommt aus 4 cm Entfernung näher und bleibt 2 cm vor der Mutter stehen. Nach etwa 15 sec dreht sich diese dreimal nach rechts und zweimal nach links, ohne aber die Beute abzulegen. Sobald sie wieder ruhig dasteht, eilt das Junge herbei und bestreicht sehr hastig ein Vorderbein der Mutter, worauf sie das Futter fallen läßt.

c) Dasselbe ♀ hat anderntags ein ♀ von *Stemonyphantes lineatus* gefangen und speichelt dieses in der Wohnung ein. Schon nach 30 sec beginnen einige der nächst-sitzenden Jungen in der Kinderstube umherzukrabbeln, aber ihre Unruhe legt sich bald wieder. Sie scheinen alle satt zu sein. Nach 2 min Einspeichelung legt das ♀ die Beute ab, umspinnst sie in typischer Weise, indem es sich zweimal nach links und dreimal nach rechts dreht und dazwischen über die Beute hinweg einen Kreisdurchmesser zieht. Dann ergreift es die Beute wieder, geht 1 cm zurück und bleibt ruhig sitzen. Wieder krabbeln einige Junge in der Kinderstube etwas herum, kommen aber nicht näher. Plötzlich erscheint ein Junges, das 4 cm von dem jetzigen Standort der Mutter entfernt unter dem Röhrenboden versteckt war, läuft ohne Unterbrechung direkt auf die Mutter zu, strebt an ihren Cheliceren hoch und nimmt sich den Brocken.

Beim *Umspinnen großer Beuteobjekte*, zu denen Käfer und deren Larven, Lithobien, größere Spinnen, Schmetterlinge usw. zählen, dreht sich die Spinne nicht im Kreis, sondern geht — jeweils mehr oder weniger geradeaus — in der Wohnröhre langsam hin und her. Da und dort tastet sie in Wohnungsnischen, tritt durch seitliche Öffnungen

ein Stück aus der Röhre heraus und betastet angrenzendes Gewebe, in dem sich vielleicht gerade eine Gruppe von Jungen aufhält, ehe sie wieder umkehrt und in der Wohnröhre weiterwandert. Die dabei gezogenen Spinnfäden sind mit bloßem Auge kaum zu erkennen, und da man alsbald die Unruhe der Jungen bemerkt, gewinnt man den Eindruck, als habe das Umherlaufen der Spinnenmutter ausschließlich alarmierenden Zweck. Es gehört deshalb nicht viel Phantasie dazu, um bei dieser Handlung an einen Korporal erinnert zu werden, der — auf den Gebrauch der Trillerpfeife verzichtend — den Kasernenflur entlanggeht und, in die einzelnen Stuben gewandt, zum Essen ruft. Die in beiden Richtungen zurückgelegten Strecken sind ungleich groß. Einmal kehrt die Spinne schon nach wenigen Zentimetern wieder um, ein andermal durchschreitet sie die ganze Wohnröhre und tritt bisweilen sogar auf das Tapetum hinaus. In der Regel beginnt sie das Umspinnen damit, daß sie über das Opfer, das sie eingetragen und unter Umständen nochmals eingespeichelt hat, mit gesenktem Hinterleib hinwegschreitet und aus den gespreizten Spinnwarzen Fäden austreten läßt (Abb. 26). Die anfangs eingeschlagene Richtung behält sie eine beliebige Strecke weit bei, dann kehrt sie um und geht — immer weiterspinnend — wieder zurück. Die Fäden werden nicht nur auf dem Röhrenboden ausgelegt, sondern nicht selten ebenso wie beim Röhrenbau über die Röhrenwand zum Röhrendach geführt (Abb. 27—28). Die ganze Handlung sieht deshalb weit mehr nach einer flüchtigen Ausbesserung oder Verstärkung der Wohnröhre als nach einem Umspinnen und Festlegen der Beute aus, zumal die Fäden auf dem Rückweg nicht jedesmal wieder über die Beute gezogen, sondern des öfteren an dieser vorbeigeführt werden; manchmal kehrt die Spinne überhaupt nicht mehr zur Beute zurück, sondern erledigt den Rest dieser Tätigkeit in einem anderen Röhrenteil.

Die *Erklärung für das unterschiedliche Verhalten beim Umspinnen großer und kleiner Beute* hat mir einiges Kopfzerbrechen bereitet; dabei war die Lösung dieses Rätsels überraschend einfach. Es besteht nämlich gar kein so grundsätzlicher Unterschied. Beute jeder Größe würde an sich kreisförmig umspinnen; der primäre Unterschied ist lediglich folgender: Eine kleine Beute wird in engem, eine große in weitem Radius umspinnen. Ein Fadenkreis mit engem Durchmesser kann in der Wohnröhre durch Drehung auf der Stelle noch ausgeführt werden, ein solcher mit weitem Durchmesser aber nicht; deshalb läuft die Spinne beim Umspinnen größerer Beute in der Wohnröhre hin und her. Der bestehende Unterschied ist also sekundär durch die räumliche Begrenzung aufgezwungen.

Dies konnte ich erkennen, als ich eine Reihe von Versuchstieren durch verschiedenartige Manipulationen daran gehindert hatte, die gelähmte Beute einzutragen. Es würde zu weit führen, diese Experimente im einzelnen zu beschreiben.

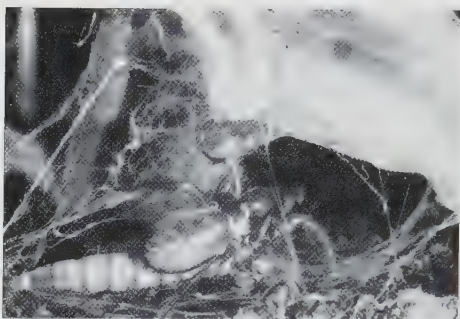


Abb. 26

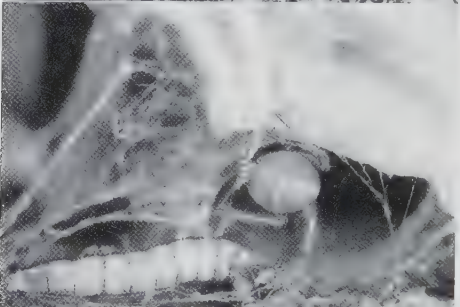


Abb. 27



Abb. 28

Abb. 26. ♀ beim Überspinnen der abgelegten Beute

Abb. 27. Anschließend an das Überspinnen der Beute (Abb. 26) führt das ♀ wie bei der Fertigung der Wohnröhre Fäden zum Röhrendach. Auf diesem Bild verstärkt es zunächst die beschädigte Röhrenmündung

Abb. 28. Um den hier deutlich sichtbaren Faden zum Röhrendach hochziehen zu können, stützt sich das ♀ mit den linken Beinen auf den Röhrenboden, hängt sich mit den rechten an das Röhrendach und schwenkt das Abdomen nach oben. Inzwischen haben sich schon mehrere Junge an der Beute eingefunden

Die Beute wurde teils mit der Nadel fixiert, teils mit einem dünnen Draht festgebunden oder mit der Pinzette gehalten und im geeigneten Moment vorsichtig bewegt. Im Prinzip kam es darauf an, die Spinne so lange mit dem Opfer zu beschäftigen und auf dem Tapetum zu halten, bis sie das Eintragen der Beute sozusagen vergessen hatte, bis dieses Glied der Reaktionskette — wenigstens vorerst — übersprungen wurde. Dann wurde das Umspinnen auf dem Tapetum ausgeführt und konnte ohne räumliche Behinderung erfolgen. Solche Experimente gelingen selbstverständlich nicht auf Anhieb. Ein Teil der Tiere nimmt die Eingriffe übel, geht vergrämt in den Schlupfwinkel zurück und unterläßt das Umspinnen ganz. Andere begeben sich spinnend in die Wohnröhre zurück; von ihnen werden die Teilhandlungen „Rundgang mit Spinnfähigkeit“ und „Rückkehr in den Schlupfwinkel“ kombiniert. In allen Fällen aber, wo das Spinnen nach dem Beutefang auf dem Tapetum ausgeführt wurde — das war über 30mal — erfolgte es in einem Rundgang. Freilich wurden die großen Fadenkreise, die ja ausgeschritten werden mußten, nur in Einzelfällen wirklich rund gezogen. Unebenheiten des Tapetums oder überspinnene Pflanzenteile standen da und dort einer gleichmäßigen Ausführung hinderlich im Wege. Meist wurde an Stelle eines Kreises ein unregelmäßiges Sechseck oder ein Quadrat hergestellt. Das Prinzip war den Einzelfällen zu entnehmen, bei denen auf großflächigem, planem Tapetum ein Kreis überraschend gut gelungen war. Die Durchmesser der wirklichen oder andeutungsweisen Kreise betrugen 4–6 cm (an den breitesten Stellen bis zu 8 cm). Eine weitere Beziehung zwischen Beutegröße und Kreisdurchmesser konnte ich nicht erkennen. So wurde

nehmen, bei denen auf großflächigem, planem Tapetum ein Kreis überraschend gut gelungen war. Die Durchmesser der wirklichen oder andeutungsweisen Kreise betrugen 4–6 cm (an den breitesten Stellen bis zu 8 cm). Eine weitere Beziehung zwischen Beutegröße und Kreisdurchmesser konnte ich nicht erkennen. So wurde

beispielsweise vom gleichen ♀ ein fetter Mehlwurm von fast 3 cm Länge mit einem Fadenkreis von 4 cm Durchmesser umgeben, eine Spinne mit einer Körperlänge von 0,9 cm hingegen mit einem solchen von 6 cm Durchmesser. Unregelmäßigkeit und Willkür, die schon beim Umspinnen kleiner Beute die Regel schwer von der Ausnahme trennen lassen, machen sich bei dieser vergrößerten Projektion in viel stärkerem Maße bemerkbar. Das Umspinnen großer Objekte unterscheidet sich von dem kleiner durch eine verringerte Zahl von Umgängen (nur 1—3), durch häufigere Unvollständigkeit der Kreise sowie durch geringere Neigung zum Richtungswechsel. Solche Unregelmäßigkeiten sind nicht verwunderlich; denn diesen Handlungen ist ohnedies nur noch symbolische Bedeutung beizumessen. Anfangs war ich der Meinung, es handle sich hierbei um ein Übersprungspinnen, das in Sonderheit die brutpflegenden *Coelotes*-♀♀ ausführen und das einem Triebkonflikt zwischen dem Freß- und dem Fütterungstrieb entspringen könnte. Aber die Untersuchung dieser Frage ergab, daß das Umspinnen der Beute keineswegs auf die Mütter, ja nicht einmal auf erwachsene Tiere beschränkt ist. Halbwüchsige Individuen beiderlei Geschlechts machen es genauso.

Ein *Übersprungspinnen* kommt sicher vor. Daß ein starker Erregungszustand eine lebhafte Spinnätigkeit auslösen kann, wurde bereits erwähnt. Aber nur in wenigen Fällen ist dabei ein Triebkonflikt so offensichtlich, daß die erfolgende Spinnätigkeit unbedenklich als Übersprunghandlung angesehen werden kann. Mitunter geschieht es beispielsweise gerade während der ersten Mahlzeiten der Jungen, daß die Spinnenmutter, nachdem sie die Beute längst umspinnen und überlassen hat und in einiger Entfernung davon zur Körperpflege übergegangen ist, plötzlich wieder zu der von Jungen bedeckten Beute geht, in das Gewimmel tastet und dann — Fäden über die ganze Brut spinnend — wieder weiter geht. Derartige Fälle möchte ich als Übersprungspinnen auffassen. Das ♀ wurde durch Hunger oder durch das Gekrabbel der Jungen an die Beute gelockt, möchte hineinbeißen, aber die Wahrnehmung der Jungen hemmt ihr Vorhaben, und die Erregung wird in Spinnätigkeit abreagiert.

Das Umspinnen der Beute ist demnach eine Teilhandlung des Beutefanges, und ich glaube nicht fehlzugehen, es als *Handlungsrudiment des Beuteinspinnens* zu deuten, das von Araneiden noch regelmäßig und in seiner Bedeutung unverkennbar ausgeführt wird. Auch für *Coelotes* mochte diese Handlung den Beutefang einst erleichtert haben, als die Fangweise vielleicht anders oder das Gift weniger wirksam war oder als andersartige Beuteobjekte zu bewältigen waren. Sehr aufschlußreich erscheint mir in diesem Zusammenhang meine Beobachtung, daß halb erwachsene Individuen von *Coelotes* ganz vereinzelt die von ihnen erhaschten Stubenfliegen nach dem Biß nach Araneiden-Art mit einem breiten Fadenband rasch umwickelt haben (vgl. S. 514). (Leider habe ich den Vorgang nicht genauer studiert und in seinen Einzelheiten aufgezeichnet, weil er mir damals nichts Ungewöhnliches zu sein schien, und später habe ich ihn nicht wieder gesehen.)

Neben dieser Erklärung, die sicher die sparsamste ist, habe ich auch daran gedacht, daß die um und über die Beute gezogenen Fäden auch die Bedeutung von Alarmfäden haben könnten, für den Fall, daß die gelähmte Beute wieder bewegungsfähig werden würde, oder als Orientierungsfäden der Netzsassin das Wiederfinden der Nahrung erleichtern könnten. Abgesehen davon, daß die Spinne ihr Opfer nie verläßt, bevor es ausreichend gelähmt ist, wäre das erstere ein un-

nötiger Aufwand, weil das bereits vorhandene Netz die Erschütterungen schon zuverlässig leitet; außerdem sucht die Spinne gar keinen Kontakt mit diesen Fäden. Das letztere wäre ebenso wenig verständlich, weil die Spinne nach dem Auslegen der Fäden wieder zur Beute zurückkehrt oder sich wenigstens in ihre Nähe setzt oder sich in Röhrenabschnitten aufhält, die gar nicht besponnen wurden. Gegen die Möglichkeit einer Beseitigung störender Geruchsspuren durch Überspinnen spricht das Oberflächliche, Andeutungsweise des Verfahrens sowie vor allem die Tatsache, daß über Netzteile gesponnen wird, mit denen die Beute gar nicht in Berührung gekommen ist. Dasselbe gilt für die Annahme einer Netzausbesserung. Die Tiere spinnen meist nur in der unversehrten Wohnröhre und lassen das beschädigte Tapetum unausgebessert. Wenn die Bewegungen beim Auf- und Abgehen in der Röhre denen der Röhrenfertigung gleichen, brauchen sie deshalb nicht gleichbedeutend mit Reparaturarbeiten zu sein. Ich nehme an, daß dabei eine Bewegungskoordination in den Vordergrund tritt, die viel mehr in der Übung ist als die ursprünglichen Bewegungen beim Umspinnen der Beute, das nur noch andeutungsweise ausgeführt wird.

Immer wieder habe ich geprüft, ob sich hinter dem planlos erscheinenden Hin- und Hergehen der Spinnenmutter beim Zickzack-Spinnen nicht doch sehr spezielle Aussagen verbergen. So könnte den Jungen die Richtung und die Entfernung der Beute angezeigt werden. Die Richtungsanzeige könnte sich aus dem wiederholten Gang der spinnenden Mutter zur Beute hin ergeben oder die Jungen könnten sich an Hand der ausgelegten Fäden taktil (Leitfäden) oder chemisch (Geruchsspur) orientieren. Derartige Zusammenhänge konnte ich nicht finden.

Die obenerwähnten Versuche, bei denen die ♀♀ am Eintragen der Beute gehindert wurden, hatten eigentlich den Zweck zu prüfen, ob die Jungen von der zurückgekehrten Mutter davon verständigt werden, daß die Beute außerhalb der Wohnröhre liegt. Nachdem ein Teil der ♀♀ spinnend in den Wohnraum zurückgekehrt war und sich putzte, schwärmten ihre Jungen aus, gingen bis an die Röhrenmündung, aber keines verließ diese. Erst wenn die Mütter selbst wieder an die Beute gingen, wagten sich die Jungen aus der Wohnröhre und folgten ihrer Mutter. Nun verlassen die Jungen ohnedies sehr ungern die Wohnröhre, solange die Mutter darin bleibt. Dieses Verhalten läßt sich mit negativer Phototaxis nicht erschöpfend erklären. Wie die Erwachsenen müssen auch die Jungtiere ein Gefühl des Geborgenseins im Schlupfwinkel haben. Insofern sind die Ergebnisse dieser Versuche nur bedingt brauchbar. Aber welchen Zweck sollte dann eine etwaige Richtungs- oder Entfernungsanzeige haben, wenn sie sich in der Praxis als recht unnötig erweist? In den geringen Entfernungsbereichen der Wohnröhre wird die Beute auch von richtungslos umherstreifenden Jungen bald gefunden. — Übrigens habe ich die Beobachtung, daß einige hungrige Junge, die durch Locksignale alarmiert worden sind, aber in der Wohnröhre keine Nahrung finden, ihre Mutter aufs Tapetum begleiten und von dieser gleichsam zur Beute geführt werden, wiederholt machen können. Sind die Jungen einmal an der Beute, bleiben sie auch dann dort, wenn ihre Mutter — am Eintragen der Beute abermals gehindert — wieder in die Wohnröhre zurückkehrt. — Wenn durch das Kreis-Spinnen nur ein kleiner Teil der Jungen, eben die nächststehenden, angelockt werden, durch das Zickzack-Spinnen aber das Gros alarmiert wird, so ist dieser Zusammenhang zwischen Ausbreitung des Alarms und Ergiebigkeit der angefallenen Beute zwar zweckmäßig, aber sicher rein zufällig.

Bewegungen bei der Beutebearbeitung. Die Putzbewegungen und der Gang der Mutter beim Umspinnen der Beute sind nicht die einzigen und vor allem nicht die jeweils ersten Lockreize, auf die die Jungen ansprechen; denn sie setzen erst dann ein, wenn die Beute bereits gelähmt, eingetragen und eingespeichelt ist. Bis dahin aber stellt sich meist schon eine gewisse Anzahl von Jungen an der Futterquelle ein, die durch die Bewegungen bei der Beutebearbeitung angelockt werden. Infolge der bereits erwähnten Tätigkeit der Pharynxpumpe beim Einspeicheln und Saugen wird der gesamte Körper der Mutter in sichtbare weiche, rhythmische Schwingungen versetzt, die sich ebenso wie die Putzbewegungen auf das Netz übertragen. Zu diesen Schwingungen gesellen sich weiter diejenigen, die durch gelegentliche, ruhige Kaubewegungen sowie umgekehrt durch Bewegungen beim Lockern der Cheliceren entstehen. Auch die langsamen und schwachen Krümmungsbewegungen der weitgehend gelähmten Beute scheinen auf die Jungen schon anlockend zu wirken. Ähnlich wie die Pausen während des Putzens die Aufmerksamkeit der Jungen erhöhen, wirkt eine große Pause schwellensenkend gegenüber allen Lockreizen. Das ist die Ruhe, die sich mit dem Beutetod einstellt. Der Angriffslauf der Mutter und die heftig zuckenden Bewegungen des Opfers versetzen die Jungen in panischen Schrecken. Unterwegs befindliche eilen in ein Versteck, in der Kinderstube sitzen sie regungslos, bis wieder Ruhe eingetreten ist. Dann geht gleichsam ein „Aufatmen“ durch ihre Reihen. Sie beginnen sich wieder zu regen und laufen einige Millimeter hin und her. Dasselbe wiederholt sich, wenn die Mutter mit aller Gewalt die schwere Beute in die Wohnröhre schleppt. Dann tritt endgültig Ruhe ein, und in diese wiederholte „erwartungsvolle Stimmung“ der Jungen treffen dann die Signalreize mit besonderer Wirksamkeit.

Überblicken wir die bisher besprochenen Locksignale, so ist zusammenfassend zu sagen, daß die Jungen auf Schwingungen reagieren, die von sehr verschiedenartigen Bewegungen ihrer Mutter verursacht werden und dementsprechende Qualitätsunterschiede aufweisen dürften. Die Lockreize haben nur das eine Gemeinsame, daß sie Schwingungen von niedriger Frequenz und geringer Amplitude darstellen. Die Schwierigkeit, sie zu imitieren, beweist jedoch, daß von all diesen mütterlichen Bewegungen sehr spezifische Reizqualitäten ausgehen. Ich konnte keine Bewegung finden, die nach dem Beutefang nur von brutpflegenden ♀♀ regelmäßig ausgeführt würde und die sich demnach zeichengebend speziell an die Jungen wenden könnte. Die Spinnenmutter führt die üblichen Handlungen im Rahmen des Beutefanges aus, ungeachtet der Anwesenheit von Jungen. Das „Verständnis“ ihrer Bewegungen liegt allein auf Seite der Jungen. Diese haben sich in das Leben der Mutter eingeschaltet, sich ihren Gewohnheiten angepaßt und ihre Handlungen „verstehen

gelernt“. KOEHLER (1955, S. 33) spricht vom „Informationswert angeborener Handlungen“. Dafür liefern diese Befunde weitere gute Beispiele. Erst durch die Reaktion der Jungen werden die von ganz gewöhnlichen und bedeutungslosen Bewegungen ausgehenden Erschütterungsreize, denen an sich keinerlei Mitteilungsfunktion zukommt, zu taktilen Locksignalen. Es ist noch fraglich, inwieweit die beobachteten graduellen Unterschiede in der Reizwirkung der besprochenen Bewegungen tatsächlich auf ihren Qualitätsunterschieden selbst beruhen oder lediglich auf einer Summationswirkung durch Wiederholung qualitativ verschiedenartiger, in ihrer Wirkung aber weitgehend gleichwertiger Reize. Zur Klärung dieser wichtigen Frage wurden mancherlei Versuche angestellt, die zum Ziel hatten, durch Austausch von ♀♀ die in einem Netz erreichte „Lockstufe“ zu erniedrigen oder sprunghaft zu erhöhen; aber diese schwierigen Experimente haben infolge der unvermeidlichen starken Störungen beim Umsetzen der Tiere zu keinem klaren Ergebnis geführt.

Nur ganz ausnahmsweise habe ich bei *Coelotes*-Müttern Bewegungen beobachtet, die sich von den üblichen deutlich abzeichneten und nicht nur für den menschlichen Beobachter ganz den Charakter von speziellen Locksignalen trugen, sondern auch bei den Jungen eine besondere starke Reizwirkung erzielten. Das Netzrütteln einzelner Mütter wurde auf S. 488 bereits besprochen. Von einzelnen weiteren Beobachtungen anderer Art werden hier drei besonders bemerkenswerte Beispiele angeführt, am zweckmäßigsten detailliert nach den Beobachtungsnotizen.

a) (Vorbemerkung: In einem Netz waren infolge wiederholter Eingriffe nur noch wenige Junge — in kleinen Gruppen zerstreut — verblieben, und diese waren im Verlaufe vorangegangener Versuche alle abgesättigt worden.)

Die Spinnenmutter hat eine aufs Tapetum gesetzte kleine Spinne (*Macrargus rufus*) erbeutet und in die Wohnung eingetragen. Dort dreht sie sich mit der Beute zwischen den Cheliceren auf der Stelle fünfmal nur nach rechts (Umspinnen der Beute!), behält sie aber zwischen den Cheliceren und saugt an ihr. Nach 3 min kommt ein Junges aus seinem 3 cm entfernten Versteck, nähert sich der Mutter von vorne bis auf einen halben Zentimeter, entfernt sich dann wieder und bleibt am Rande der Wohnung unbeweglich stehen. Daraufhin legt das ♀ die Beute ab und beginnt in der Wohnung umherzuwandern, wobei es sich ganz eigenartig benimmt; es senkt den Vorderkörper und klopft mit den *Palpen abwechselnd leicht trommelnd aufs Netz*. Die Bewegungen erinnern an das Beschmecken des Substrates. Dann *zupft es mit den Vorderbeinen gleichzeitig (!)* an der Kante einer ovalen Netzöffnung, die am Rande der Wohnung zum Boden führt. Daraufhin geht das Junge, das unbeweglich abseits gestanden ist, auf seine Mutter zu und bleibt (ohne zu betteln) dicht vor ihr stehen. Da wendet sich diese um, holt die abgelegte Beute wieder, steigt mit ihr über das Junge hinweg zur Röhrenmitte und bleibt dort — vom Jungen abgewandt — seltsam hochbeinig stehen. Diese Haltung sieht wie eine Aufforderung an das Junge aus, unter ihrem Hinterleib hindurchzulaufen und die Beute zu holen. Aber das Junge läuft nicht zur Mutter, sondern dorthin, wo die Beute vorher abgelegt war und verweilt dort ohne irgendwelche Suchbewegungen. Nach 7 min steht das ♀ noch immer hochbeinig am

gleichen Fleck. Dann wendet es die Beute zwischen den Cheliceren ruckartig hin und her. Schließlich *hebt es das rechte Vorderbein und klopft damit mehrmals leicht aufs Netz*. Sofort kommen zwei weitere, größere Junge zum Vorschein: sie steigen aus Verstecken unter dem Röhrenboden herauf, laufen dicht an die Mutter heran, kehren aber dann um, ohne sie vorher berührt zu haben. Nach und nach verschwinden die drei Jungen wieder in irgendwelchen Schlupfwinkeln.

b) Zwei Tage später fängt dieselbe Spinne eine ins Netz gegebene junge *Trochosa terricola* von der Größe ihrer eigenen Jungen. Sie speichelt die Beute 2 min lang ein und macht dazu rhythmische Chelicerenbewegungen. Dann senkt sie sie, behält sie aber zwischen den Cheliceren, macht eine Drehung nach links, legt die Beute ab, dreht sich nochmals links herum im Kreis mit engerem Radius, spinnt dann — über die Beute hinwegschreitend — im Zickzack den Röhrenboden entlang und läuft noch einige Minuten planlos spinnend in der Wohnung umher. Keines der sattten Jungen kommt aus den Verstecken. Anschließend geht das Weibchen zur Beute zurück, betastet und hebt sie — ohne die Cheliceren zu Hilfe zu nehmen! — mit *zitternden Palpen* rund 15 sec lang in die Höhe. Sofort werden einige Junge unruhig, zwei von ihnen verlassen ihr Versteck und nähern sich der Mutter bis auf 2 cm. Als diese dann die Beute wieder fallen läßt und sich spinnend entfernt, kehrt das eine der beiden Jungen sofort um; das andere begibt sich zur Beute, betastet sie kurz und geht dann ebenfalls wieder zu seinem Versteck zurück. Bald kehrt das wandernde ♀ zur Beute zurück, faßt sie und hält sie 4 min lang ruhig zwischen den Cheliceren. Dann legt es diese ab, putzt Palpen und Vorderbeine und beginnt abermals einen Spinnang in behäbigem Lauf. Nach 3 min kehrt es wieder zur Beute zurück, nimmt sie mit den Cheliceren auf und knetet sie. Da rührt sich ein anderes, fast 4 cm entferntes Junges, bleibt aber zunächst in seinem Versteckt. Nun *klopft die Mutter mit dem rechten Vorderbein viermal leicht aufs Netz*. Dazu wird das Bein aus halb angezogener Stellung langsam vorgestreckt und mit dem Tarsus aus einer Höhe von nur etwa 1 mm sanft aufgesetzt. Das viermalige Klopfen erfolgt in schätzungsweise 2 sec. Danach bleibt der Tarsus noch eine Weile erhoben. Kurz nach dieser einmaligen Klopfserie verläßt das ebengenannte Junge sein Versteckt, rennt zielstrebig auf die Mutter zu und bleibt seitlich von ihr stehen. Sie verhält sich ganz ruhig, und das Junge rennt schon nach etwa 30 sec in der eingeschlagenen Richtung weiter. Die Mutter bleibt still sitzen. (An weiterer Beobachtung war ich vorübergehend gehindert. Nach meiner Rückkehr war die Beute an voriger Stelle abgelegt, und das ♀ putzte sich seitab.)

c) (In einem anderen Käfig herrschten sehr ähnliche Verhältnisse. Auch hier waren nur noch wenige, ziemlich satte Junge im Netz.)

Eine aufs Netz gegebene Tenebrioniden-Larve wird vom ♀ nach blitzschnellem, wuchtigem Angriff gebissen und zwischen den Cheliceren steil in die Höhe gehalten. Als es die Larve eintragen will, halte und fixiere ich diese mit Hilfe einer Nadel. Nach wiederholtem Zeren bleibt das ♀ bei der Beute und speichelt sie mehrere Minuten lang ein. Nun lasse ich einen *Macrargus rufus*, der etwas kleiner ist als der Durchschnitt der Jungen, an seinem Faden vorsichtig hinter die Netzinsassin aufs Tapetum. Kaum hat sich jener ein paar Schritte bewegt, als diese sich mit einem Ruck umwendet. Der *Macrargus* kann entkommen. Ein zweiter wird aus einer Entfernung von 2 cm angesprungen und getötet. Während ihn die *Coelotes*-Mutter noch zwischen den Cheliceren hält, dreht sie sich spinnend auf der Stelle in unvollständigen Kreisen nach links und rechts, worauf sogleich zwei Junge, die an ganz verschiedenen Netzstellen zwischen zusammengesponnenen und eingerollten Blättern gesessen sind, in der Röhre umherzulaufen beginnen, aber nicht aufs Tapetum herauskommen. Nun geht die Mutter mit dem *Macrargus* 2 cm weit in die Röhre hinein und macht wieder kehrt. „Trabend“ begibt sie sich zur verlassenen Käferlarve zurück, legt den *Macrargus* neben dieser ab und

speichelt die Larve abermals ein. Nach etwa 3 min will sie beides zusammen eintragen; doch die Larve verhängt sich im Netz, und die Mutter kommt mit dem *Macrargus* allein in ihrer Wohnung an. Dort bleibt sie kurz stehen; dann dreht sie sich auswärts. Auf diese Drehung hin (?) bewegt sich ein Junges in einem zusammengerollten Blatt, kommt aber nicht näher. Da *streicht* die Mutter, während sie die Beute noch zwischen den Cheliceren hält, *mit beiden Palpen gleichzeitig (!) leicht übers Netz*. Sofort kommt dieses Junge in kurzen Etappen eilig herbei, bestreicht bettelnd mit Palpen und Vorderbeinen das Abdomen seiner Mutter (hinten-seitlich), worauf diese die Beute sogleich fallen läßt. Das Junge zieht sie unter der Mutter hervor und rennt damit in sein Versteck zurück. Die Mutter bleibt ruhig stehen. Die Larve hat sie ganz vergessen.

Ein derartig ausgeprägtes und erfolgreiches Locken habe ich bei vier ♀♀ in 4, 3, 2 und 2 Fällen, im ganzen also nur elfmal beobachtet. Die Lockbewegungen waren teils ein leichtes Klopfen auf die Unterlage, teils ein Streichen über das Netz mit Palpen oder Vorderbeinen. Vibrierende Bewegungen mit den Palpen beschränkten sich auf das Beispiel b. Manche Andeutungen solcher Bewegungen oder Ausführungen, die keinen sichtbaren Lockerfolg erzielt haben, mögen mir entgangen sein. Gemessen an der Zahl der kontrollierten Bruten und den ungezählten Fütterungen, die genau beobachtet wurden, handelt es sich in statistischer Hinsicht zweifellos um ein Ausnahmeverhalten. In jedem Falle derartigen Lockens ließen sich folgende fünf Voraussetzungen als gegeben feststellen:

1. Eine weitgehende Sättigung der Jungen: Die üblichen Bewegungen der Mutter veranlaßten zwar einzelne Junge zu geringfügiger Orts- oder Stellungsveränderung, reichten aber nicht aus, um sie ganz herauszulocken.

2. Eine taktile Wahrnehmung, der Jungen: Die ♀♀ führten diese Lockbewegungen erst dann aus, wenn sich ein Junges in ihrer Nähe bemerkbar gemacht hatte, aber nicht nahe genug herangekommen war.

3. Der Besitz kleiner Beuteobjekte (meist Kleinspinnen, aber auch Ameisen), die lebend gefangen waren.

Dieses durchaus situationsbedingte Lockverhalten erweckt den Anschein, als würden sich nur dann, wenn eine Spinnenmutter mit einem „leckeren“ Bissen vor ihren satten Jungen steht, Anzeichen eines Fütterungstriebes bemerkbar machen, der sie zu aktiver Handlung veranlaßt und ein gewisses Verlangen nach einer Futterabgabe zum Ausdruck bringt. Bei dem Verhalten der Mutter in Beispiel a gewinnt man sogar den Eindruck, als hätte sie auf die Wahrnehmung eines herbeigelockten Jungen hin wieder zur abgelegten Beute gegriffen und sich betont auffällig hingestellt, um sich das Futter abbetteln zu lassen. Es ist noch völlig ungewiß, ob diese Lockbewegungen im Verhaltensinventar aller *Coelotes*-Mütter enthalten sind, jedoch nur bei Bedarf verwendet werden und sozusagen eine Reserve an Verständigungsmitteln darstellen oder ob sie als bemerkenswerte Verhaltensvariationen nur

von einzelnen ♂♀ ausgeführt werden. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen üblichen Bewegungen treten diese zu den Jungen offensichtlich in „korrespondierende“ Beziehung, indem sie durch eine taktile Wahrnehmung derselben ausgelöst werden. Hier scheint folgende kurze Reaktionskette vorzuliegen: Erschütterungsreize, die von gewöhnlichen Bewegungen der Mutter (beispielsweise vom Kreis-Spinnen) ausgehen und hungrige Junge in ihre unmittelbare Nähe locken, lösen bei satten nur geringfügige Bewegungen im Sinne von Teilhandlungen oder Intensionsbewegungen aus. Die Wahrnehmung dieser Bewegungen auf taktilem Wege veranlaßt die Mutter hinwiederum, besondere Locksignale zu geben, die einzelne Junge mit weiterer Annäherung beantworten. Die starke Wirkung dieser besonderen Locksignale geht schon aus den mitgeteilten Beispielen klar hervor. Sie ist insbesondere in den Fällen deutlich, wo ein sattes Junges zwar zur Mutter kommt, aber die Nahrungsaufnahme verweigert. Auch diese besonderen Lockbewegungen sind erstaunlich verschiedenartig, und die von ihnen erzeugten Erschütterungsreize lassen sich zwanglos in dieselbe Kategorie wie die der üblichen Bewegungen mit Lockwirkung einreihen. Reagieren die Jungen auf letztere nicht mehr, dann werden sie nicht durch bestimmte, stereotypische Bewegungen angelockt, sondern offenbar lediglich durch zusätzliche taktile Reize verschiedenartiger Qualität. Man ist versucht, diese besonderen Lockbewegungen wie so viele Auslöser im Sozialverhalten von Tieren (vgl. TINBERGEN 1955, S. 50 und 113) von Intensionsbewegungen herzuleiten. Sofern sie sich überhaupt darauf zurückführen lassen, sind sie vermutlich noch nichts weiter als solche. Was aber damit angedeutet würde, ist mir noch nicht recht klar. Verschiedene Denkmöglichkeiten sollen hier nicht weiter erörtert werden.

b) Warnsignale. Im Gegensatz zu den verschiedenartigen Locksignalen sind die Warnsignale zumindest in bezug auf die Art des Warnreizes so einheitlich, daß man schlechthin von *dem* Warnsignal sprechen kann. Dieses besteht aus einem Netzstoß, der von der Spinnenmutter meist durch stampfendes Aufsetzen eines Hinterbeines auf das Netz oder seltener durch Aufschlagen des Abdomenendes erzielt wird. Gelegentlich konnte ich auch sehen, daß das Abdomen nicht abwärts geschlagen, sondern hochgerissen wurde. Der dadurch entstehende Körper-Ruck überträgt sich über die Beine auf das Netz. Bei der erstgenannten gebräuchlichsten und sehr stereotypen Warnbewegung hebt die Spinne ein halb angezogenes Hinterbein, wie es sich gerade in der Ruhestellung befindet, und stampft damit kurz und energisch aufs Netz. Meist genügt ein einmaliges Stampfen als Warnung; nur bei Bedarf wird es ein bis zweimal wiederholt. Die Hinterbeine werden dazu nicht gleichzeitig oder nacheinander gebraucht. Das Warnsignal wird jedesmal nur mit einem Bein gegeben, und zwar mit demjenigen, dem das zu warnende

Junge am nächsten ist. Handelt es sich beim lockenden Vorderbeinklopfen wie bei allen übrigen Lockbewegungen um die Erzeugung von schwachen und weichen Netzschwingungen, so wird als *Warnung ein kurzer, heftiger und harter Netzstoß* erzielt. Sein Wirkungsmechanismus beruht einfach darauf, daß die Jungen ebenso wie die Alttiere auf entsprechend starke Netzstöße phobisch reagieren und zumindest augenblicklich stehenbleiben, sofern sie nicht gleich „Hals über Kopf“ in das nächste Versteck flüchten. Dieselbe Wirkung läßt sich deshalb durch Klopfen auf das Netz erzielen. Durch das Warnsignal werden die Jungen in den Schlupfwinkel geschickt, entweder vom Tapetum in die Wohnröhre oder aus der Wohnröhre in die Kinderstube oder in andere seitliche Verstecke. Die Mutter gibt es in erster Linie dann, wenn „vorwitzige“ Junge sie beim Angriff auf eine Beute begleiten wollen. Laufen sie ihr nach; bleibt sie kurz stehen, stampft mit einem Hinterbein aufs Netz, worauf die Jungen sofort kehrtmachen und hastig in die Röhre zurück-eilen; dann setzt sie ihren Angriff fort. Hat sie die Beute gebissen, dann schickt sie ihre Jungen nur so lange zurück, wie das Opfer noch stärkere Lebenszeichen gibt. Mitunter bleibt ein nachlaufendes Junges auf die erste Warnung hin zwar stehen, kehrt aber nicht um, sondern folgt der Mutter abermals, wenn sie sich wieder in Bewegung setzt. Dann bleibt diese nochmals stehen und wiederholt die Warnung ein- oder zweimal kurz hintereinander, worauf sie von dem Jungen bestimmt befolgt wird. Für die Auslösung des Warnsignals ist die Anzahl der Jungen nicht maßgebend. Sie erfolgt schon bei unerwünschter Begleitung eines einzelnen und wird bei mehreren nicht öfter und — soweit ich sah — nicht heftiger gegeben. Warnungen außerhalb der Wohnröhre beziehen sich meist auf ältere Junge, weil nur diese erfahren genug sind, um den Angriff oder Kampf der Mutter mit Nahrungserwerb zu assoziieren. Die Warnung richtet sich stets nach hinten und wird deshalb ausschließlich mit Hinterbeinen oder Abdomen ausgeführt; denn nur von hinten wagen einzelne Junge der Mutter zu folgen. Solche, die ihr im Wege stehen, brauchen nicht eigens verwart zu werden; sie springen, sobald die angreifende Mutter auf sie zukommt, von selbst beiseite und bringen sich schleunigst in Sicherheit. Selbst wenn die Jungen während einer Mahlzeit durch die ganze Wohnröhre verstreut sind, ist der Röhrengang in Sekundenbruchteilen leergefegt, sobald die Mutter von innen heraus zu ihrem Angriffslauf antritt. Man kann den Fluchtweg einzelner verfolgen und sieht manche ein ganzes Stück vor ihrer Mutter herlaufen, ehe sie durch eine seitliche Lücke entweichen, aber im ganzen bleibt es doch unbegreiflich, wie alle Jungen immer wieder so blitzschnell ein Schlupfloch finden. Ich habe niemals gesehen, daß ein Junges in solchen Augenblicken von seiner Mutter überrannt worden wäre. Mit menschlichen Augen gesehen, erfolgt also diese Warnung

immer dann, wenn den Jungen seitens einer aufs Netz geratenen und noch nicht ausreichend wehrlos gemachten Beute Gefahr droht. Das Verhalten der Spinnenmutter erscheint in solchen Fällen erstaunlich einsichtsvoll. Bei genauerem Studium dieses Verhaltens spricht jedoch alles dagegen, daß sich die Spinnenmutter einer Gefahr für ihre Jungen bewußt würde. Die Warnung unterbleibt nämlich in anderen gefährlichen Situationen, dann z. B., wenn die Jungen zusammen mit ihrer Mutter auf dem Tapetum mit einer Beute beschäftigt sind und in ihrer Nähe ein zweites Beutetier lebend auf das Netz gesetzt wird. Die Mutter greift dieses an, schießt aber die Jungen nicht in die sichere Wohnröhre zurück. Es genügt ihr, daß sie allein auf Grund der starken Netzerschütterungen, die vom zweiten Beuteobjekt verursacht werden, stillsitzen. Erst wenn es einem Jungen einfallen sollte, sie zu begleiten, warnt sie. Die Warnung erfolgt also nur dann, wenn sich ein Junges während der Angriffshandlungen durch seinen Lauf in der Nähe bemerkbar macht. Dies läßt darauf schließen, daß *die angreifende Spinnenmutter durch den Lauf der Jungen in der Örtung des Beuteobjektes gestört wird*. Dasselbe gilt auch für die Lähmungsphase, während der die Spinne alle Bewegungen des Opfers genau perzipieren will, um im Bedarfsfalle ihren Biß an anderer Körperstelle zu wiederholen. Die Annahme, daß sich die Warnbewegungen von Intentionsbewegungen ableiten, scheint mir durchaus berechtigt zu sein. Sowohl der Beinschlag als auch das Abdomenzucken deuten die Umkehr nach dem aus entgegengesetzter Richtung zusätzlich wahrgenommenen Erschütterungsreiz an. Solange es sich dabei um den gewohnten Lauf eines Jungen handelt, bleibt es auch dann bei dieser Intentionsbewegung, wenn das Junge zurückläuft und seine Lauferschütterungen mit abnehmender Intensität noch kurze Zeit wahrzunehmen sind. Die Umkehr nach einem Jungen habe ich nie beobachtet, wohl aber nach anderen Kleintieren, die ich experimentell zum Nachlaufen hinter der Spinnenmutter gebracht hatte. Solche Versuche sind einige Male mit den immer wieder verwendeten Ameisen der Gattung *Myrmica* geglückt. Nachdem eine Spinnenmutter an die Röhrenmündung gelockt worden war, habe ich zu ihren Jungen, die in der Wohnungsmitte mit Beute beschäftigt waren, vorsichtig einige Ameisen gesetzt, deren Lauferschütterungen wegen der Entfernung zur Röhrenmündung und wegen der Reaktionsminderung des ♀ in Richtung zur krabbelnden Brut zunächst unter der Reaktionsschwelle des ♀ geblieben sind. Die Ameisen strebten in verschiedener Richtung davon. Sobald nun eine von ihnen Richtung zur Röhrenmündung nahm und sich dem ♀ von hinten näherte, lockte ich dieses schnell mit Beute oder durch Nadelzupfen aufs Tapetum. Nur wenige Male gelang die erforderliche Synchronisation, so daß das ♀ beide Reize fast gleichzeitig wahrnahm oder die Ameise weiterlief, als das ♀ bereits zum Angriff

nach außen gestartet war. Dann war es offensichtlich irritiert und warnte, als wäre die Ameise eines seiner Jungen. Lief die Ameise aber trotz der Warnung noch ein kurzes Stück weiter, dann drehte sich das ♀ ruckartig um und griff die Ameise an.

Entsprechend ihrer phobischen Reaktionen gegenüber starken, ruckartigen Netzerschütterungen allgemein, beantworten die Jungen natürlich auch das Netzrucken ihrer Mutter mit Stillsitzen oder Flucht ins Versteck.

Die Reaktion der Jungen auf Lock- und Warnreize ist angeboren. Dies scheint mir schon die Feststellung genügend zu beweisen, daß jüngste Stadien durch Locksignale der Mutter alarmiert werden und in der Wohnröhre oder wenigstens in der Kinderstube umherlaufen, obwohl sie noch gar keine Nahrung zu sich nehmen (vgl. Beispiel a. S. 452).

Um aber diese Frage vorsichtshalber noch weiter zu prüfen, habe ich am 24. 4. 57 16 Junge im Augenblick des Schlüpfens aus dem Kokon, das bei Tage erfolgt ist, dem Netz entnommen, in einer netzfreien Glasschale gehalten und mit aufgeschnittenen Mehlkäferpuppen gefüttert. Sie nahmen erst nach der ersten Häutung am 29. 4. Nahrung zu sich, bauten sich keine Röhrengespinnste, sondern hielten sich in einer Reihe in einem selbstgefertigten, schmalen, bandförmigen Gewebe am oberen Rande der Glaswand auf. Vom Tage der Nahrungsaufnahme an kam es durch Kannibalismus zu Ausfällen, wodurch sich die Zahl der Jungen schließlich bis auf sieben verringerte. Diese setzte ich am 14. 5., also im Alter von 20 Tagen, um 9¹⁵ Uhr in das Netz ihrer Mutter, der am 2. 5. auch die übrigen Jungen zu anderen Versuchen genommen worden waren; zurück. Fünf von ihnen versteckten sich nach einem kurzen Besuch der Wohnröhre am Rande des mütterlichen Netzes, nur zwei blieben im Bereich der Wohnung. Die Mutter geriet ob dieses Besuches in starke Erregung, rannte unet und kontrollierte jedes Junge, das ihr in den Weg kam. Nach 1 Std setzte sie sich in eine Wohnungsnische und reagierte weder auf Jungen- noch auf Beutereize. Um 14³⁰ Uhr begann sie lebhaft und andauernd zu spinnen, verstärkte die Wohnröhre und erweiterte vor allem das Fangtapetum. Kaum hatte sie mit dieser Tätigkeit begonnen, als ein Junges ein Versteck verließ und während der ganzen Zeit, die sie spann (fast 2 Std lang!) dicht hinter ihr dreinlief – ein köstlicher Anblick! Die Mutter wurde dadurch nur ab und zu irritiert und blieb dann kurz stehen, worauf das Junge ihr Abdomen oder ihre Hinterbeine betastete. Sie drehte sich nicht einmal um, sondern setzte daraufhin ihren Gang fort. Erst um 16³⁰ Uhr griff sie einen Mehlwurm an und trug ihn ein. Beim Zickzack-Spinnen lief ihr wieder ein Junges, wahrscheinlich dasselbe, nach. Ein andere seilte in die Wohnröhre und fand die Beute. Zwei weitere bewegten sich in ihren peripher gelegenen Verstecken. Als sich die Mutter anschließend putzte, kamen im Verlaufe der ersten 5 min vier Junge an die Beute. Bei diesem blieb es. Anderntags saßen drei Junge im Netz, die übrigen hatten in den Käfige eigene Röhren gesponnen.

IV. Auslöser im Sozialverhalten anderer brutpflegender Spinnenarten

Es ist das Verdienst NØRGAARDS (1956), als erster Auslöser im Sozialverhalten von Spinnen in Form von Lock- und Warnsignalen bei *Theridion saxatile* erkannt und beschrieben zu haben. Es mag als Bestätigung für die tatsächliche Ausbildung solcher Auslöser bei Spinnen

von gewissem Wert sein, wenn ich nebenbei bemerke, daß ich schon vor Erhalt der Norgaardschen Arbeit ganz unbeeinflußt Lock- und Warnsignale bei *Coelotes* festgestellt und nach Kenntnis dieser Befunde nochmals sehr kritisch geprüft habe.

Die Lock- und Warnbewegungen wie überhaupt das ganze Brutpflegeverhalten von *Theridion saxatile* und *Coelotes terrestris* gleichen einander weitgehend, obwohl beide Arten verschiedenen Familien angehören, andersartige Netze bauen, verschiedene Hauptnahrung zu sich nehmen und eine unterschiedliche Fangtechnik entwickelt haben. NORGAARD entdeckte bei *Theridion saxatile*-♀♀ „sweeping-movements“ (streichende Bewegungen) als Lockbewegungen und „thrumming movements“ (zupfende) als Warnbewegungen und beschreibt diese im einzelnen wie folgt (Übersetzung aus dem Englischen vom Verfasser):

... Die Jungen bleiben ungefähr einen Monat im Schlupfwinkel und Netz ihrer Mutter. Während dieser Zeit fressen das Weibchen und seine Jungen gleichzeitig an den gefangenen Insekten. Solange die Jungen noch ganz klein sind, bleiben sie im Schlupfwinkel, während das Weibchen die Beute tötet. Wenn sie zu nahe an die zappelnde Ameise gehen, wendet sich das Weibchen ihnen zu und macht eine charakteristische Bewegung mit den Vorderbeinen. Sie scheinen an den Fäden zu zupfen wie ein Musiker an den Saiten seines Instrumentes. Die Jungen beantworten diese „Zupf“-Bewegungen sofort mit einer Fluchtreaktion: sie rennen in den Schlupfwinkel zurück.

Sind die Jungen etwas größer geworden, nehmen auch sie am Beutefang teil. Dies soll durch folgendes veranschaulicht werden:

10⁴⁵ Uhr. Eine Ameise (*F. pratensis*) wird der Spinne angeboten. Sie klebt an einem Fangfaden, und die Spinne reagiert sofort. Die Spinne macht einige Intentionsbewegungen mit ihren Vorderbeinen und klettert an die Stelle, wo die Ameise hängt und zappelt, um loszukommen. Die Spinne berührt die Ameise mit ihren Vorderbeinen, dreht dann der Beute ihren Rücken zu, und schleudert Fäden auf sie. Sie verläßt die Beute, geht wieder zurück und macht gleichzeitig mit ihren Vorderbeinen einige eigentümliche „streichende“ Bewegungen über das Netz. Nun schwärmen die Jungen an den Fäden herunter und versammeln sich in einiger Entfernung um die Ameise. Eines nach dem anderen geht zur Ameise hin, dreht ihr den Rücken zu und schleudert einige Fäden zu ihr hin. Diese erreichen jedoch die Ameise nicht, weil die kleinen Spinnen in zu weitem Abstand von der Beute hängen. Immer mehr Junge kommen bei der Beute an und führen die Einwickel-Reaktion aus. Eines der Jungen ergreift ein Hinterbein der Beute und beißt es in das Gelenk zwischen Tarsus und Tibia. Das Weibchen kommt zweimal zur Beute herab, verläßt sie aber wieder, nachdem es mit seinen Vorderbeinen die streichenden Bewegungen über das Netz gemacht hat.

10⁵⁵ Uhr. Die Ameise ist ruhig, und eine Menge Junger versammelt sich auf ihr und beißt sie in verschiedene Gelenke. Sie haben wahrscheinlich an ihr zu fressen begonnen.

11⁰² Uhr. Das Weibchen gesellt sich zu den Jungen und beißt die Beute zwischen Kopf und Thorax.

11⁵⁵ Uhr. Das Weibchen transportiert die Beute zum Schlupfwinkel. Mehrere Junge klammern sich während des Transportes an die Ameise.

Wie dieses Beispiel der Fanghandlung zeigt, ist das Verhalten der Jungen in allen Einzelheiten dem der erwachsenen Spinne gleich . . .“ (S. 188/189).

„Soziales Verhalten. — Die gemeinsame Fangtätigkeit stellt einen Fall sozialen Verhaltens dar, da beide, Weibchen und Junge, daran teilhaben. So darf erwartet werden, daß eine Art von Verbindung zwischen den Mitgliedern der Spinnenfamilie im Netz besteht. Es ist noch nicht möglich, viel Licht auf dieses Problem zu werfen, aber einige diesbezügliche Beobachtungen dürften von einigem Interesse sein. In mehreren Fällen wurden zwei besondere Bewegungen des Weibchens beobachtet, nämlich die Zupf- und Streichbewegung, die beide oben beschrieben wurden. Auf beide reagieren die Jungen. Das Zupfen löst eine Fluchtreaktion aus, die die Jungen zurück zum Schlupfwinkel bringt. Andererseits löst das Streichen ein ‚Zur-Beute-Gehen‘ aus. Diese beiden Reaktionen folgen so konstant auf die besonderen Bewegungen des Weibchens, daß eine Beziehung angenommen werden muß und folglich das Zupfen und das Streichen als soziale Auslöser (TINBERGEN 1951, S. 55) in bezug auf das Verhalten der Jungen betrachtet werden dürfen. Die Bewegungen des Weibchens verursachen vielleicht eine besondere Art von Netzschwingungen, und die Jungen könnten imstande sein, diese Schwingungen wahrzunehmen und zwischen den verschiedenen Arten zu unterscheiden. Dies ist sehr wahrscheinlich, da der Tastsinn der Spinnen bekanntlich hoch entwickelt ist (GERHARDT und KÄSTNER 1937, S. 428)“ (S. 189/190).

Da die Angaben NØRGAARDS über diese höchst interessanten ethologischen Probleme leider sehr knapp und in bestimmten Punkten recht allgemein gehalten sind, bat ich ihn im Anschluß an meine Beobachtungen brieflich um Mitteilung weiterer Einzelheiten und um Beantwortung bestimmter Fragen. Diese Bitte hat Herr Dr. NØRGAARD in sehr entgegenkommender Weise erfüllt und mir die Veröffentlichung seiner Ausführungen vom 7. 8. 57 als Ergänzung seiner zitierten Arbeit gestattet, was hier auszugsweise im englischen Originaltext geschieht:

“... From your letter it appears that you have understood very well what I meant by using the words ‘thrumming’ (=‘zupfen’) and ‘sweeping’ (=‘fegen’ or ‘streichen’). . . But I shall give you a few more details describing the performance of the two movements.

First the ‘thrumming’: When a female goes to an ant struggling in the web it happens that her very young spiderlings leave the nest and walk out in the direction of the female. Then she stops, makes some trembling movements with her abdomen, and turns round to face the young. Then she makes some fast and violent ‘plucks’ in the threads with her forelegs. The number of plucks in the cases observed was low varying from 2—5 in each series. Unfortunately I am not able to tell if she uses her legs simultaneously or alternatively, as I have not taken it down. The effect on the young is very obviously. They instantly stop walking, turn round, and afterwards go back to the nest. Probably the ‘thrumming’ causes some rather violent shakings of the web, and these particular ‘shakings’ release an escape reaction in the young.

The ‘sweeping’-movements have been observed a few times only. They are very similar to the ‘feeling’-movements performed by the spider when on its climbing down the web it tries to get hold of a thread. In the ‘feeling’-movements the forelegs are stretched forward, and their extreme parts are being spread and brought near each other again

several times until getting hold of a thread. The 'sweeping'-movements differ from this mainly in the fact that in this case the legs gently touch the threads of the web when performing the movements. Besides there also seems to be a slightly different performance of the movements. But I am not yet able to describe this difference. Further observations on this point are necessary. The 'sweeping'-movements in each series were few (2—5) as was the case with the 'thrumming'-movements. By the 'sweeping' the web will be moved softly, and the reaction of the young is very obviously, as described in my paper."

Aus der ergänzenden Mitteilung geht hervor, daß NØRGAARD die spezifische streichende Lockbewegung bei *Theridion saxatile*-♀ nur wenige Male beobachtet hat. Dies deckt sich offenbar ganz mit dem ausnahmsweisen Gebrauch besonderer Locksignale bei *Coelotes*-Müttern. Auch die Bewegungsweise scheint die gleiche zu sein, soweit es die streichenden Bewegungen von *Coelotes* betrifft. Dagegen ergibt sich als bemerkenswerter Unterschied, daß die offenbar auch bei *Theridion saxatile* in entsprechender Situation regelmäßig zu beobachtende Warnbewegung durch Zupfen mit den Vorderbeinen erfolgt und daß sich das ♀ zu diesem Zweck zu den Jungen umdreht und von der Beute abwendet. Außerdem geht seiner Umkehr ein Abdomenzittern voraus¹. Bei *Coelotes* ist wahrscheinlich bereits eine Intentionsbewegung zur Umkehr nach den nacheilenden Jungen zum Auslöser geworden; bei *Theridion* hingegen wird diese Umkehr noch ausgeführt, und das Weibchen deutet durch das Vorderbeinzupfen vielleicht den Start zum Angriff auf die störenden Jungen an. Es könnte also sein, daß das Warnverhalten von *Theridion* noch ursprünglicher ist; jedenfalls erscheint es primitiver; denn die Abkehr vom Beuteobjekt oder von einer Gefahrenquelle zwecks „Zurechtweisung“ der Jungen ist zweifellos recht umständlich und zeitraubend. Auch die nach NØRGAARDS Darstellung recht tatkräftige Mithilfe der jungen Theridien beim Beutefang läßt bei ihnen auf einen höheren Grad von Selbständigkeit schließen, als man ihn im allgemeinen bei *Coelotes*-Jungen findet. Eine Kontrolle der Jungen durch das ♀ erwähnt NØRGAARD nicht.

V. Das Verhalten der Jungen zueinander

Das gegenseitige Verhalten der Jungen an der Beute erinnert in mancher Hinsicht an die Unarten menschlicher Natur. Eine Lupen-

¹ Ich weiß nicht, ob das Abdomenzittern („trembling movements“) beim *Theridion*-♀ gleichbedeutend ist mit dem Abdomenzucken der *Coelotes*-Mütter, das, nach unten oder oben stärker ausgeführt, das Beinstampfen ersetzen oder unterstützen kann. Sollte es sich aber tatsächlich um ein Zittern handeln, dann bezweifle ich, ob es zum „Warnverhalten“ gerechnet werden darf; denn bei der generellen positiven Vibrotaxis der Netzspinnen ist es unwahrscheinlich, daß mit vibrierenden Bewegungen eine abschreckende Wirkung erzielt werden kann.

beobachtung der Spinnenkinder ist höchst belustigend; der Vergleich mit höheren Wesen jedoch stimmt nachdenklich.

Haben sich erst wenige Junge an größerer Beute eingestellt, geht es ganz friedlich zu. Sie verteilen sich über die Intersegmental- und Gelenkstellen, saugen an verschiedenen Seiten und belästigen einander nicht weiter. Sobald aber die begehrten Futterstellen knapp werden, stören Streitigkeiten in zunehmendem Maße die „Tischordnung“. Durch Markierung einzelner Spinnenkinder waren auffallende Verhaltens- und Wesensunterschiede während einiger Fütterungen genau zu verfolgen. Neben „friedfertigen“ Naturen, die konstitutionell keineswegs schwächer erscheinen, gibt es ausgesprochene „Lausbuben“, deren Aktivität vornehmlich darauf abzielt, mit ihren Geschwistern handgreiflichen Streit anzufangen. Ihr Bestreben, andere zu vertreiben, scheint zeitweilig zum Selbstzweck zu werden und den Zweck des Beutebesuches ganz in den Hintergrund treten zu lassen. Hat solch ein „Störenfried“ eine freie Stelle gefunden, so gibt er sich nur kurz dem Nahrungsgenuß hin, um dann ausgerechnet dorthin zu streben, wo einige Geschwister lückenlos nebeneinander sitzen und „friedlich“ saugen. Von diesen wird das mittlere Ziel seines Angriffes. Erst betastet er dessen Hinterleib mit seinen Vorderbeinen. Das belästigte Junge wehrt sich mit den Hinterbeinen. Der Angreifer wird dreister und zwickt es in die Rückenhaut. Das ist dem betroffenen zu viel: Es dreht sich um, beide schlagen mit ihren Vorderbeinen aufeinander ein und spreizen drohend ihre Cheliceren. Es ist ein ungefährliches Geplänkel, und die Kämpfenden scheinen einander ebenbürtig zu sein. Aber vielleicht hat der Angreifer doch etwas kräftiger zugeschlagen; jedenfalls ist dem anderen der Appetit auf diese Futterstelle vergangen. Er macht Platz und sucht sich nach kurzer Beruhigungszeit, während der er seine Erregung in lebhafter Putztätigkeit abreagiert, eine andere Stelle. Der „Streitsüchtige“ aber gibt sich mit seiner Eroberung nicht zufrieden; er nippt nur kurz an der Nahrung und macht sich alsbald wieder auf den Weg, um andere Geschwister zu belästigen. Solche Individuen sah ich unstat um die ganze, lange Beute herumwandern und sechs bis zehn Geschwister vertreiben, ehe sie die „innere Ruhe“ oder den nötigen Hunger hatten, um selbst an einer Stelle länger zu fressen.

Die „Friedfertigen“ hingegen, die bei weitem in der Überzahl sind, zwicken nicht. Sie suchen Lücken zwischen den saugenden Geschwistern, drängen sich durch leichtes Vorderbeinschlagen dazwischen und sind zufrieden, wenn sie überhaupt an die Nahrung gelangen. — Eine detaillierte Beschreibung dieses Verhaltens „bei Tisch“ wäre eine Abhandlung für sich.

Alle fressenden Jungen sind in dauernder „Sorge“, vertrieben zu werden und beantworten jeden Krabbelreiz in ihrer Umgebung durch heftiges *Abwehrstrampeln* mit dem dritten und vierten Beinpaar. Dabei

brauchen sie selbst gar nicht angegriffen zu werden; allein das Strampeln der Nachbarn genügt zur Auslösung dieser Abwehrhandlung, die in der Reihe zu einer Kettenreaktion wird, allmählich an Intensität abnimmt und vorübergehend eingestellt wird, um alsbald wieder von neuem zu beginnen und dem Beobachter ein recht eigenartiges Beingewimmel vor Augen zu führen. Die Angriffe von Geschwistern an größeren Beutestücken sind stets nur von hinten zu erwarten, weshalb die Abwehrbewegungen ganz reflektorisch in diese Richtung zielen. Kommt eines dem anderen gelegentlich von vorne zu nahe, dann hebt das saugende Junge lediglich ein Vorderbein, ohne sich bei der Mahlzeit weiter stören zu lassen. Das andere respektiert diese Drohgebärde und läßt sich daneben nieder. Mitunter saugen Individuen fast Kopf an Kopf, und ihre drohend erhobenen Vorderbeine sind ruhig aneinander gelehnt. Verdrängungsversuche bei frontaler Annäherung habe ich an größeren Beutestücken nie beobachtet. Solche von hinten dagegen gehören offensichtlich zu den „Tischsitten“, werden meist leicht pariert und führen zu keiner Unterbrechung der Nahrungsaufnahme.

Neuankömmlinge tasten sich recht vorsichtig an die besetzte Beute. Sie wissen Geschwister und Beute zuverlässig zu unterscheiden und beginnen niemals, den Körper eines Artgenossen versehentlich anzunagen, obwohl ihnen dieser ebenso als Nahrung dienen könnte. In der Regel genügen wahrscheinlich schon die Strampelbewegungen des Vordermannes als Erkennungsmerkmal. Sind diese gerade ermüdet, dann untersucht der Neuankömmling seinen Vordermann, indem er dessen Hinterleib mit den Palpen betastet, sehr eingehend. Manchmal läßt es dieser ruhig geschehen, meist fängt er wieder heftig zu strampeln an. Werden die fressenden Jungen nicht stärker belastigt, bleiben sie hartnäckig an der Beute, und es ließ sich erweisen, daß sie die Betastungsweise ihrer Geschwister von andersartigen Berührungsreizen unterscheiden können. Bestrichen nämlich Ameisen (*Myrmica*) den Hinterleib fressender Jungen mit ihren Fühlern, drehten sich diese ruckartig und wie entsetzt um und rissen beide Vorderbeine zur Abwehr hoch, worauf die Ameisen ihres Weges gingen. Einen Angriff auf Ameisen oder eine Verfolgung derselben habe ich nicht beobachtet. Gelegentlich läuft aber ein Spinnenjunges, das nach der Beute sucht, einem anderen nach, betastet dessen Hinterleib und wendet sich dann wieder ab. Es wurde entweder durch dessen Lauferschütterungen angelockt oder folgte einem Beuteduft. Und manchmal sieht man zwei Junge längere Zeit seitlich Bauch an Bauch und Mund an Mund liegen; das eine will von dem Nahrungstropfen des anderen etwas haben, und dieses gewährt es ihm (was durch ein Photo belegt werden kann).

Ist eine Jungspinne eines kleineren Beutestückes habhaft geworden, das sie entweder der Mutter abgebettelt oder das sich von der Beute gelöst hat, dann sucht sie es vor anderen in Sicherheit zu bringen. Sie

vermeidet den Weg zur Kinderstube und trägt es nach Möglichkeit in einen stillen Winkel. Wird es trotzdem von einem Geschwister überrascht, ist sein Verhalten von Fall zu Fall verschieden. Mit leicht transportablen Stücken läuft es schnell davon und wird nicht weiter verfolgt; bei schwereren dreht es sich einfach um, streckt dem „Futterneidischen“ seinen Hinterleib hin und läßt sich ruhig betasten. Bekommt das andere ein Beuteende zu fassen, dann zerren manchmal beide in entgegengesetzter Richtung daran, aber oft läßt ein Junges das andere mitfressen. Bei Fütterungen mit Drosophiliden ist es keine Seltenheit, bis zu vier Junge gemeinsam an einer Fliege saugen zu sehen. Gefangen und getötet wurde sie nur von einem, die anderen kamen erst später herbei. Selbst bei älteren Individuen beobachtet man bisweilen ganz erstaunliche Fälle von „Duldsamkeit“, wie man sie bei Spinnen kaum für möglich gehalten hätte. Dafür seien zwei Beispiele aus den Beobachtungsnotizen angeführt, die auch im Hinblick auf die Beutefanghandlung interessant sind.

a) Zwei $7\frac{1}{2}$ Monate alte, in gemeinsamem Käfig aufgewachsene Geschwister (A und B) sitzen in ihren Wohnröhren, die sich an den gegenüberliegenden Käfigwänden befinden. Ich werfe zwei lebende Stubenfliegen ins Glas. Jede Spinne fängt sich schnell eine, trägt sie in ihre Wohnröhre und beginnt sie auszusaugen. Als sie damit halb fertig sind, lasse ich eine dritte Fliege hinein. Spinne A läßt sofort von ihrer Beute ab, fängt sie und saugt daran. B verläßt ihre Beute ebenfalls, um an der neuen Fliege teilzuhaben. A verwehrt es ihr kaum. Beide saugen dicht nebeneinander am Abdomen der Fliege. Nun gebe ich eine vierte Fliege dazu. A und B fressen vorerst weiter, dann schlägt B ein paarmal nach der vorbeilaufenden Fliege, fängt sie schließlich und trägt sie in ihre Wohnröhre. Als sie sie dort auszusaugen beginnt, werfe ich eine fünfte Fliege ins Glas. B spinnt ihre Beute schnell ein und will auch die fünfte fangen. Als ihr dies mißlingt, begnügt sie sich mit der eingewickelten, beißt diese wieder frei, trägt sie aus der Wohnröhre heraus (!) und saugt daran. Von nun an läßt sie sich von der immer wieder vorbeilaufenden fünften Fliege nicht mehr stören; doch reagiert jetzt A auf diese, wickelt ihre Beute nach Araneiden-Art schnell ein, hat aber nach dieser Handlung anscheinend „vergessen, was sie wollte“, beißt das Beutepaket wieder auf und frißt weiter. (Die fünfte Fliege lebte noch anderntags.)

b) Ich gebe zwei anderen, 4 Monate alten Geschwistern, die ebenfalls zusammen aufgewachsen sind, zwei Fliegen ins Glas. Spinne A fängt sich sofort eine, B macht keine Anstalten, die andere zu fangen, sondern will an der Beute von A teilhaben. A schlägt bei Annäherung von B mit den Vorderbeinen in die Luft, und B weicht ein Stück zurück. Aber gleich kommt B wieder heran und erfaßt den Kopf der Fliege. A, die in den Thorax gebissen hat, hält die Vorderbeine hoch, schlägt aber nicht zu. Dann beißt B zwischen Kopf und Thorax der Fliege, worauf A zurückgeht, in das Abdomen der Beute beißt und B die Thoraxpartie überläßt.

Auch adulte ♂♂ ließen fremde, halbwüchsige Individuen, die als Wildfänge in ihren Käfig gesetzt worden waren, nach einigen Tagen der Zusammengewöhnung an ihrer Beute mitsaugen.

Es ist allerdings noch fraglich, ob in derartigem Verhalten tatsächlich ein sozialer Instinkt auf seiten des „Gebenden“ zum Ausdruck

kommt oder ob dieser lediglich durch die Dreistigkeit des „Nehmenden“ eingeschüchtert und zu derartiger Toleranz veranlaßt wird. Das gemeinsame Fressen von zwei Jungspinnen an einer Fliege wurde übrigens schon von BAUM (1938, S. 29) an dem australischen *Dinopis subrufus* L. KOCH beobachtet. Bei den ausgesprochen sozialen Spinnen soll das gemeinsame Verzehren einer Beute auch bei erwachsenen Tieren die Regel sein (vgl. S. 530).

Ein Bettelverhalten zwischen Jungen wurde nicht beobachtet, folglich auch keine entsprechende Antwortreaktion in Form von vollständiger Überlassung eines Beutestückes.

Auch die Jungen verfügen in bescheidenem Umfange über eine Art von Verständigungsmitteln. So sammeln sie sich an Orten vermehrter „Krabbelei“. Sie werden also durch die Ortsbewegungen und wahrscheinlich auch durch das Abwehrgestrampel ihrer Geschwister angelockt. Diese Lockreize fallen in dieselbe Kategorie wie die verschiedenartigen mütterlichen Lockbewegungen. Nachfolgenden Geschwistern kann durch eine allmähliche Entstehung und Intensivierung von „Vibrationsherden“ das Auffinden der Beute erleichtert werden. Wird eine ganze Brut von Jungen auf ein geruchlich neutrales, zusammengeknülltes Perlongewebe gesetzt, dann rotten sich die Tiere alsbald zu einzelnen größeren Gruppen zusammen. Warnende oder abschreckende Bewegungen wurden (abgesehen von Hinterbeinstrampeln und Vorderbeinheben oder -schlagen) nicht festgestellt. Dagegen pflanzen sich Schreckreaktionen einzelner sehr schnell in der Gruppe fort, und eine Störung wird von der Gruppe unter Umständen mit relativ heftigeren phobischen Reaktionen beantwortet als vom Einzeltier. Nähert man eine Nadel, deren Spitze in Aceton oder andere scharf riechende Flüssigkeiten getaucht war, isoliert sitzenden Jungspinnen von oben her bis auf wenige Millimeter, dann weichen sie mit einigen relativ ruhigen Schritten aus. Zielt man aber auf ein mittleres Tier in einer Gruppe, dann stieß diese in der Regel sehr heftig auseinander, und das Bemerkenswerte dabei ist außerdem, daß im zweiten Falle die Nadel gar nicht so dicht herangeführt zu werden braucht. Außer diesen üblichen Reaktionen auf gegenseitige, ganz unwillkürlich verursachte Erschütterungsreize mit anlockender oder abschreckender Wirkung habe ich sehr vereinzelt auch eigenartige Verhaltensweisen beobachtet, die den Anschein erweckten, als gäbe es auch zwischen Jungen besondere und „adressierte“ Locksignale. Ich bringe als Beispiel hierfür eine Versuchsbeschreibung, in der zufällig mehrere, nach einer Verständigung aussehende Verhaltensweisen zu finden sind, und belasse das hier interessierende Verhalten im größeren Zusammenhang, weil der Versuch in verschiedener Hinsicht aufschlußreich ist und auch nochmals die Lockwirkung mütterlicher Bewegungen sowie die untergeordnete Bedeutung chemischer Reize vor Augen führt.

12. 11. 56, 10³⁰ Uhr. ♀ 27 aus dem Netz, in dem sich etwa 40 eigene Junge befinden, gelockt und seinen ruhigen Lauf auf Tonband aufgenommen. Das ♀ dann isoliert gehalten.

Versuchsanordnung. 6 cm von der Kinderstube entfernt legte ich auf die freie Tapetumfläche möglichst erschütterungsfrei einen frisch getöteten Mehlwurm (M) mit herausquellendem Inhalt und — 2 cm daneben — eine Mehlwurmattrappe (AM) aus hellem Plastilin. An die AM setzte ich ein dem Alkohol entnommenes ♀ als ♀-Atrappe (A ♀), die der Kinderstube den Hinterleib zukehrte. Dicht vor ihr hakte ich die Vibrationsnadel ins Netz.

15³⁰ Uhr. Sende die aufgenommene Lauferschütterung mit geringer Intensität ins Netz. Die Jungen werden sofort unruhig, laufen bis zu 1 cm hin und her, aber keines verläßt die Kinderstube. Nach 5 min Pause und mehrfacher kurzer Wiederholung der Sendung läuft ein Junges (J 1) direkt auf die A ♀ zu, betastet sie und kehrt wieder um. Kein weiterer Lockerfolg. Anschließend gleiche Aufnahme mit starker Intensität gesendet. Auf die heftigen Netzerschütterungen hin verharren alle Jungen bewegungslos. Bald nach eingetretener Ruhe wandern sie noch unruhiger als vorhin umher. Einzelne erscheinen „erwartungsvoll“ an der Röhrenmündung.

15⁴⁵ Uhr. Wiederhole Laufsendung mit geringer Intensität. Wieder kommt ein Junges (J 1) zur A ♀, klettert über ein Hinterbein auf deren Abdomen, betastet sie da und dort, steigt ab, geht um sie herum, läuft schließlich zum M und bleibt vor dessen zerquetschtem, nassem Kopf stehen. Obwohl der Tarsus seines rechten Vorderbeines nur 1 mm von der Nahrung entfernt ist (!), scheint es diese nicht zu bemerken, sondern kehrt nach 3 min wieder zur A ♀ zurück, betastet sie abermals, dann die AM und begibt sich schließlich auf Umwegen wieder ins Versteck zurück.

15⁵⁵ Uhr. Auf wiederholte Sendung kommen gleichzeitig zwei andere Junge (J 2 und 3) heraus, laufen zwischen M und AM hindurch und über das „Ziel“ hinaus. J 2 kehrt um und nimmt den gleichen Weg zurück; auch J 3 wendet sich im Bogen und gerät (zufällig?) an den M, beißt kurz in dessen Kopf, geht dann ein Stück beiseite, trippelt mit den Vorderbeinen eigenartig am Ort, bleibt daraufhin 4 min lang stehen und kehrt schließlich in die Röhre zurück, wo es in Eingangsnähe unbeweglich sitzen bleibt. Auch die übrigen Jungen sind ruhig.

16¹⁹ Uhr. Wiederhole Sendung kurz: Zwei weitere Junge begeben sich an die Röhrenmündung, kehren aber wieder um.

16²⁰ Uhr. J 3 kommt wieder auf direktem Wege zum M, betastet ihn, geht abermals 2 mm zurück und bleibt unbeweglich stehen.

16²² Uhr. J 3 läuft jetzt zum Hinterende des M und bleibt stehen, die Vorder-tarsen nur 2 mm von einem herausgequollenen Fetttropfen entfernt.

16²⁵ Uhr. Ein anderes Junges (J 4) läuft (ohne Lockreize meinerseits) direkt auf den M zu und beginnt am Kopf zu saugen. J 3 am anderen Ende des M bewegt sich nicht.

16²⁸ Uhr. Ein weiteres Junges (J 5) verläßt die Röhre. Als es auf halbem Wege zum M stehenbleibt, tritt J 4 3 mm von der Beute zurück, dreht sich seltsam trippelnd zweimal vollständig im Kreis und nimmt dann wieder Vorderbeinkontakt mit dem M auf. Daraufhin (?) kommt J 5 an die Beute, betastet sie aber nur.

16³⁵ Uhr. J 3 kehrt in die Röhre zurück und verschwindet.

16⁴⁰ Uhr. Auch J 4 verläßt jetzt den M, geht zur AM, betastet sie, kriecht dann unter A ♀ und untersucht sie. Nun kommt ein weiteres Junges (J 6) aus der Röhre heraus und steigt A ♀ auf den Rücken. J 4 beißt in das Plastilin der AM, läuft beiseite, kehrt zur AM zurück, geht dann zum M hinüber, beißt diesen kurz in den Kopf, betastet ihn ausgiebig, beißt nochmals hinein und zieht dabei zweimal kurz ruckartig an ihm, wiederholt dies und läuft dann auffallend trippelnd und im Zick-

Zack-Kurs zur A ♀, betastet sie, läuft zum M zurück, wieder zur A ♀, nochmals zum M — alles in kurzer Aufeinanderfolge — und kehrt schließlich in großer Umwagschleife in die Wohnröhre zurück, wo es ein seitliches Versteck aufsucht. In der Kinderstube bleibt alles ruhig.

16⁴⁶ Uhr. Auch nach Ausschalten der Tischlampe ändert sich nichts.

16⁵⁰ Uhr. Ich „locke“ durch Imitation von Putzbewegungen, indem ich mit der Nadel an einem Bein der A ♀ streiche. Binnen 2 min kommen drei Junge herbei: Eines betastet die A ♀, das andere die AM, das dritte kehrt gleich wieder um. Auch die beiden anderen entfernen sich nach 6 min wieder.

16⁵⁸ Uhr. Ich „locke“ intensiver: ohne Erfolg.

17⁰² Uhr. Entferne vorsichtig die A ♀ und AM, belasse den M und setze die Mutter ins Netz zurück. Diese strebt jedoch hartnäckig an der offenen Käfigseite nach außen. Mehrfach zurückgetrieben, gerät sie an die Stelle, wo die A ♀ gelegen war, betastet dort mit den Palpen eingehend das Netz (Geruchsspuren!) und sucht wieder zu entkommen. Setze sie gewaltsam in die Röhre, die sie aber wieder verläßt, um sich auf den Boden zu begeben. Infolge der heftigen Netzstöße sitzen alle Jungen regungslos.

17²² Uhr. Nach 10 min Pause läßt sich das ♀ auf Umwegen vor den hinteren Röhreneingang locken. Nach weiteren 5 min putzt es sich dort. Sofort kommt ein Junges heraus, hängt sich an seine Cheliceren, erklettert von der Seite her sein Abdomen, läuft von dort auf den Cephalothorax und belästigt das ♀ so sehr, daß es schließlich (ohne jede Abwehrbewegung!) an die Peripherie des Tapetums geht. Das Junge springt ab und läuft der Mutter nach. Wie auf Kommando rennen gleichzeitig vier weitere Junge ihrer Mutter nach, zwei davon betasten ihr Abdomen. Sie bleibt bewegungslos stehen, und bald gehen die Jungen bis auf eines, das neben ihr stehen bleibt, zurück.

17³¹ Uhr. Locke das ♀ durch Nadelzupfen an den M. Als es heranspringt, sucht das außenstehende Junge in höchster Eile das Versteck auf. Das ♀ betastet den M, beißt dann kurz hinein, zieht ihn etwa 2 cm röhrenwärts, läßt ihn aber dann auf dem Tapetum liegen (wahrscheinlich wegen seiner augenblicklichen Scheu vor der Röhre), behält Vorderbeinkontakt mit ihm und putzt seine Palpen.

17³³ Uhr. Kurze Zeit darauf rennen die Jungen in der Kinderstube und Wohnröhre erregt umher. Binnen 1 min kommen sechs zur Beute, betasten sie und beginnen an verschiedenen Stellen an ihr zu saugen. Die Mutter stellt die Putztätigkeit ein, streift ein Junges, das auf den M geklettert war, durch leichte Bewegung mit dem Vorderbein weg und beißt an dieser Stelle in den M, um ihn abermals ein Stück röhrenwärts zu tragen. Als sie sich dabei mit den Hinterbeinen im Netz einspreizt und den M durch wiederholtes, drei- bis viermaliges kurzes Reißen weiterzerzt, stürzen etwa 25 Junge aus der Röhre und nähern sich in schräger Phalanx der Beute, die das ♀ dann an Ort und Stelle den Jungen überläßt, um sich daneben zu putzen.

17³⁶ Uhr. Ich entferne nun den M. Ein Teil der Jungen springt weg, einzelne Festgebissene müssen davon abgestreift werden. Die Mutter merkt dies, springt zu der Stelle, wo die Beute gelegen hat, tastet herum und sucht sie dann in inneren größeren Suchspiralen auf dem ganzen Tapetum, und ein Teil der Jungen läuft ergötzlich hinter ihr drein.

Bei dem durch den Druck hervorgehobenen Verhalten einzelner Junger ist der Verdacht auf besondere Lockbewegungen (beispielsweise in Form trippelnden Laufes) sehr stark. Die Drehung des Jungen Nr. 4 (um 16²⁸ Uhr) könnte der Drehbewegung der Alttiere beim Umspinnen kleiner Beute entsprochen haben, doch hatte das Junge kein Beutestück abgerissen. Sonst habe ich eine so auffallende Drehbewegung bei Jungen nicht beobachtet. Beim späteren Verhalten desselben Jungen (um 16⁴⁰ Uhr) kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, als wollte

es seine vermeintliche Mutter (die ♀-Atrappe), die sich so „absonderlich“ verhielt und einen so geschmacklosen Plastilinwurm vor sich liegen hatte, auf seinen schmackhafteren Fund nebenan aufmerksam machen. Auf solche „Hinweise“ seitens der Jungen habe ich selbstverständlich geachtet, aber die erwähnte Situation ist bisher der einzige Fall geblieben. Auch ein andersartiges scheinbares Lockverhalten von Jungen habe ich nur ganz vereinzelt beobachtet, und dabei — von dem zitierten Fall um 16²⁸ Uhr abgesehen — keine eindeutige Lockwirkung feststellen können. Sehr eigenartig war bei obenerwähntem Versuch ferner, daß sich die Jungen (mit Ausnahme von Nr. 4 um 16²⁵ Uhr) nach dem Betasten des Mehlwurmes oder nach einer kurzen Kostprobe so abwartend verhielten. Warteten sie auf einen optimalen Auslöser seitens der Mutter oder erwarteten sie assoziativ einen anderen Beuteduft bzw. -geschmack, nämlich den nach mütterlichem Verdauungssaft, nachdem ihnen die Anwesenheit und Tätigkeit ihrer Mutter in verschiedener Weise vorgetäuscht worden war? Oder hielt sie einfach die auch sonst beobachtete Scheu, auf freiem, belichtetem Tapetum zu verweilen, vom Fressen ab (vgl. unten)? Das dreiste Verhalten des Jungen um 17²² Uhr war ganz ungewöhnlich. Eine derartige Aufdringlichkeit gegenüber ihrer ohne Beute dasitzenden Mutter erlauben sich die Jungen sonst nicht. Ich vermute deshalb, daß dieses Junge vorher schon die ♀-Atrappe untersucht hatte und diese Unterrichtung dann am lebenden Objekt mit gesteigerter „Neugier“ fortgesetzt hat.

Wir sehen bei obigen Beispielen (ebenso wie bei den Locksignalen der ♀♀) *Möglichkeiten einer gegenseitigen Verständigung* angezeigt und — wenigstens soweit eine Lockwirkung erzielt wird — verwirklicht, deren regelmäßigeren Gebrauch man bei einem sozialen Zusammenleben an sich erwarten sollte. Selbstverständlich kann es dem Gutdünken des Untersuchers nicht anheimgestellt sein, ein Ausnahmeverhalten zu verallgemeinern; doch bleibt zu fragen, ob die Tiere unter völlig natürlichen Verhältnissen, d. h. insbesondere bei Störungsfreiheit und in der Dunkelheit ihrer Erdlöcher, nicht vielleicht doch häufiger von solchen Möglichkeiten Gebrauch machen.

Werden die Streitigkeiten einzelner Jungspinnen um das Futter zu heftig, kommt die Mutter herbei. Es mag einem gerechtigkeitsuchenden Beobachter eine Genugtuung sein, zu sehen, wie sie „Frieden stiftet“ und welche „Autorität“ sie genießt. Sobald sie sich mit ein paar Polterschritten den Streitenden nähert, stieben diese auseinander. Stellt sie dann ein Junges, um es genau zu betasten, könnte man glauben, sie würde dem Hauptmissetäter eine besondere Lektion erteilen. Aber der Spinnenmutter geht es augenscheinlich nicht um Prinzipien gerechter Beuteverteilung; sie wird lediglich durch die von den Streitenden verursachten stärkeren Netzerschütterungen, die sich plötzlich aus dem Erschütterungspegel der krabbelnden und strampelnden Brut herausheben, alarmiert und kontrolliert das nächstbeste Junge in der üblichen Weise. Gehen verstärkte Erschütterungsreize von den um die Beute wimmelnden Jungen aus, eilt sie dorthin, legt ein Vorderbein auf die dann still sitzenden Jungen und begibt sich wieder seitab. Sie schlägt niemals auf ein Junges ein. Weder Zupfen noch Vibrieren noch Klopfen

am Netz wirkt so erschreckend auf die Jungen, als wenn die Mutter mit kräftigen Schritten auf sie zugeht.

Während der Fütterungen wurden trotz der Futterstreitigkeiten keine Ausfälle unter den Jungspinnen durch Mord oder Verletzung beobachtet, wohl aber während längerer Hungerperioden und nach starken Störungen von außen her, so vor allem nach Netzerstörung und Umgebungswechsel. Am augenfälligsten ist der Geschwistermord dann, wenn man die Jungen dem Netz entnimmt und sie auf den Boden einer Glasschale oder in die Temperaturorgel setzt. Dann gewahrt man alsbald einige Junge, die gleichsam „im Vorbeigehen“ ein Geschwister gefaßt haben und als Beute herumschleifen. Die Zahl der Jungen verringert sich im Laufe ihres Aufenthaltes im Netz der Mutter wenigstens auf etwa zwei Drittel, im Durchschnitt auf ungefähr die Hälfte. Das ist auch in Freilandnetzen so. Man wird zunächst einfach annehmen, daß die stärkeren Individuen über die schwächeren schlechthin herfallen und sie als Zusatznahrung verwerten. Diese Erklärung stimmt wohl zu einem Teil, reicht aber nicht aus. Wir stehen hier — soweit ich sehe — vor einem recht verwickelten, in tierpsychologischer Hinsicht höchst interessanten Problem, das weiterer Klärung bedarf, und zwar mit Mitteln, die mir bisher nicht zur Verfügung gestanden haben. Entsprechend der kurz aufeinanderfolgenden zweimaligen Eiablage befinden sich in den Netzen Junge verschiedener Größe. Diese mischen sich auch untereinander. Tatsächlich wird nun dieser zweite Jungenschub (soweit ich verfolgen konnte) stärker dezimiert, aber die Ausfälle betreffen nicht allein diese Gruppe. Wir finden deshalb Jungen zweierlei Größe längere Zeit nebeneinander und können die beiden Gruppen so lange deutlich unterscheiden, bis sich der Größenunterschied infolge des rasch aufholenden Anfangswachstums verwischt. Noch während auffallende Größenunterschiede bestanden, habe ich oft gesehen, wie Individuen beider Gruppen ohne sichtlichen Grund mörderisch über konstitutionell gleichwertig erscheinende Geschwister hergefallen sind. Verschiedene Beobachtungen, deren Schilderung hier zu weit führen würde, lassen darauf schließen, daß ein ganz bestimmtes, situationsbedingtes Begegnungszeremoniell zwischen Jungen besteht. In der Kinderstube herrscht höchstens nach ausgiebiger Mahlzeit oder nach Schreckreizen zeitweilige Bewegungsruhe. Zwischendurch krabbelt wenigstens ein Teil der Jungen kurze Strecken hin und her. Sie begegnen anderen, betasten sie kurz und werden selbst betastet. Von Zeit zu Zeit aber bemerkt man einzelne, die sich plötzlich höchst unternehmungslustig gebärden und zielstrebig auf ein Geschwister zueilen, das sich im peripheren Bereich der Kinderstube bewegt. Das Angegangene wirft in blitzschneller Abwehrreaktion die Vorderbeine hoch, der Angreifer macht es ebenso, beide fechten kurz und leicht mit den Vorderbeinen, A versucht den Cephalothorax

von B niederzudrücken, was von B geschickt pariert wird, worauf sich A abwendet und daneben stehen bleibt, „als wäre nichts gewesen“. Beide putzen sich und bleiben friedlich nebeneinander sitzen. Ich glaube solche „Kraftproben“ auf seiten des Angreifers als Ausdruck des erwachenden Triebes, selbständig Beute zu machen, ansehen zu dürfen. Wird ein Junges in der Kinderstube von hinten angegangen, ist seine Reaktion erstaunlich verschieden: Im einen Falle läßt es sein Abdomen ruhig betasten und dreht sich gar nicht um; im anderen dreht es sich blitzschnell um und wehrt ab. Ich konnte noch keine Klarheit darüber gewinnen, ob die Gefahr schon am Schritt des Herankommenden oder erst an der Betastungsweise erkannt wird. Aus solchen Scheinangriffen oder, vielleicht besser gesagt, Angriffsübungen wird dann gelegentlich überraschend blutiger Ernst. Plötzlich hat und behält ein Junges das andere in den Cheliceren, und da man mit dem Auge die genauen Einzelheiten so schneller Vorgänge nicht verfolgen kann, ist noch völlig ungeklärt, welche Versäumnisse den Betroffenen jeweils das Leben gekostet haben. Es wäre vor allem notwendig, zu analysieren, durch welche Abwehrbewegungen der Angreifer zur Abkehr veranlaßt wird. Das ist nur mit Filmaufnahmen in Zeitdehnung möglich und erfordert erhebliche Mittel. Die Unterlegenheit der Geschwister zum Opfer fallenden Jungen halte ich nach meinen bisherigen Beobachtungen also nicht allein für größen- und kräftebedingt; sie scheint mir mindestens ebenso sehr auf einer Reaktionsträgheit oder einer Vernachlässigung eines bestimmten Begegnungs-Zeremoniells zu beruhen. Beides könnte Ausdruck einer mangelnden Regsamkeit und Vitalität schlechthin sein. Außer den genannten Verhaltensweisen beim Zusammentreffen zweier Jungtiere ist an diesen Spinnen oft noch ein eigenartig trippelnder Gang zu beobachten: Die Beine greifen, wenn die Tiere aufeinander zugehen, nicht normal aus, die Laufgeschwindigkeit ist verringert, trotzdem die Bewegungsfrequenz erhöht erscheint. Auch diese Beobachtung bedarf der Analyse an Hand des Filmbildes. Bei Kleinspinnen ist diese Bewegungsweise gar nicht so augenfällig, weil sie vielfach durch ein Fadengewirr klettern und selten längere Strecken ohne Unterbrechung zurücklegen; doch konnte ich die Beobachtung an erwachsenen Individuen, die — derselben Brut entstammend — in einem größeren Käfig aufgezogen wurden, sozusagen makroskopisch bestätigt finden. Trotz eingeleiteter mehrwöchiger Hungerperioden verringerte sich die Zahl dieser Tiere, die zu sozialem Leben gezwungen waren, nur sehr allmählich. Sie saßen zwar im Käfig möglichst verteilt, aber bei jeder Fütterung mit einzelnen Mehlwürmern, stellten sich, nachdem diese von den nächstsitzenden Spinnen allein überwältigt worden waren, auch alsbald die Geschwister ein, um daran teilzuhaben. Und dabei war ihre trippelnde Annäherungsweise, in der zweifellos eine erhöhte

Vorsicht zum Ausdruck kam, unverkennbar. Sie blieben auch öfters stehen, und ich hatte den Eindruck, als würden sie beim Anlaufen erst einige schnell alternierende, fast tastende oder leicht klopfende Vorderbein-Bewegungen ausführen, ehe ihre Schritte etwas weiter ausgriffen. Dieser Trippelgang könnte für den Artgenossen ausreichende Informationen über die Absichten, vielleicht sogar über die Artzugehörigkeit des Herankommenden enthalten.

VI. Austausch von Jungen und Muttertieren

Der Austausch von Jungen oder Muttertieren war wegen der sehr naheliegenden Fragestellung ein oft wiederholtes Experiment, das ich anfangs an unnummerierten Bruten mit solchem Eifer anstellte, daß ich gelegentlich mangels rechtzeitiger Notierung selbst nicht mehr wußte, ob Mutter und Junge zusammengehörten. Die Feststellung, daß solche Verwechslungen auch am Verhalten der Tiere nicht ohne weiteres erkennbar waren, ist schon eine grundsätzlich positive Antwort auf die Frage, ob dieser Austausch möglich ist. Bei längerer und genauerer Beobachtung der ausgetauschten Tiere zeigen sich allerdings bemerkenswerte Reaktionsunterschiede zwischen ♀♀ und Jungtieren, die sich zwanglos in das bisher gewonnene Bild einfügen.

Die ♀♀ finden sich in jedem anderen, von Artgenossen beiderlei Geschlechts hergestellten Netz (Netze verwandter Arten wurden zu diesen Versuchen nicht herangezogen) erstaunlich schnell zurecht, auch wenn es erhebliche individuelle Gestaltungsunterschiede aufweist. Sie betreten es allerdings meist mit Vorsicht, nicht selten erst nach einigen Fluchtversuchen, machen dann einen Rundgang, bleiben schließlich in der Röhre sitzen und benehmen sich dann (gewöhnlich nach wenigen Stunden, ausnahmsweise schon nach Minuten) ganz „wie zu Hause“. Die Besitznahme oder Eingewöhnung kann dann als vollzogen gelten, wenn sie in dem fremden Netz wieder Beute angreifen. Spätere Fluchtversuche unterbleiben (im Gegensatz zu Jungspinnen!). Es ist erstaunlich, daß sie dabei nur in besonderen Ausnahmefällen Anlaß zu einer ausgedehnteren und offensichtlichen geruchlichen Prüfung (Betastung mit den Palpen) finden, und noch erstaunlicher ist, daß sie schon Stunden später nach Zurücksetzung ins eigene Netz dieses ebenso betreten wie ein fremdes und — was dafür sehr charakteristisch ist — die Röhreneingänge mit den Beinen auseinanderdehnen, als wären sie ihnen inzwischen zu klein geworden. Die Spinnntätigkeit, die der Beseitigung („Übertünchung“) fremder Geruchsspuren dienen könnte, wird durch das Betreten eines fremden Netzes in keiner auffallenden Weise angeregt. Auch zu baulichen Veränderungen sehen sich die ♀♀ nicht veranlaßt. Die fremden Jungen werden, auch wenn sie im Vergleich zu den eigenen erheblich größenverschieden sind, ohne weiteres „angenommen“, d. h.

geduldet, und die naheliegende Erwartung, daß diese öfter kontrolliert oder dabei eingehender betastet würden als die eigenen, konnte ich nicht bestätigt finden. Eine *Coelotes*-Mutter „kümmert sich“ also nicht nachweisbar um die Netzzugehörigkeit der Jungen. Sie nimmt weder an der Größe oder Zahl der Jungen noch an ihrem netzfremden Geruch (den man wohl annehmen darf, vgl. unten) Anstoß. Sie zeigt sich nicht „verwundert“, wenn die Zahl der Kinder schlagartig auf das Doppelte angewachsen ist oder um die Hälfte erniedrigt worden ist. Nur wenn man ihr alle Jungen fortnimmt, „trauert“ sie in der schon S. 467 besprochenen Weise; und umgekehrt muß sich ein kinderloses ♀ an die experimentelle Bescherung von Kindern ebenso gewöhnen wie wenn sie auf natürliche Weise Zuwachs erhalten hätte.

Weit „verständiger“ und netzverbundener zeigen sich die Spinnenkinder. Auch ihnen bereitet die Orientierung im fremden Netz (prinzipiell) keine Schwierigkeiten. Sie wissen die Kinderstube bald zu finden, wobei sie wohl teils der zunehmenden Gewebedichte folgen, teils vom Gekrabbel anderer angelockt werden. Dort gesellen sie sich den Eingessenen zu und entziehen sich bald weiterer Beobachtung. Da ich zunächst mit recht kleinen Jungtieren operierte, fiel mir der Verhaltensunterschied gar nicht auf. Erst später bemerkte ich während anderer Versuche bei geöffneter Käfigwand, daß eine Jungspinne nach der anderen — es handelte sich um ältere Jungtiere — den Käfig verließ. Andere, die auf dem Wege dazu waren, befanden sich auf dem Käfigboden (unter dem Bodentapetum). Ihre Flucht war so „heimlich“, daß ich mich vor dieser Ertappung schon wiederholt gefragt hatte, woher die da und dort im Zimmer eilenden Ausreißer stammen könnten. Durch Markierung ließ sich dann feststellen, daß ältere Jungspinnen, die unter natürlichen Verhältnissen ohnedies das mütterliche Netz bald verlassen hätten, in fremdem Netz nicht mehr heimisch werden. Sie halten sich abseits und nehmen in höchst findiger Weise jede Gelegenheit zur Flucht wahr. Dem mütterlichen Netz entnommen, verlieren sie den Sozialkontakt weitgehend und werden fast schlagartig selbständig. An der Flucht gehindert, spinnen sie eigene kleine Wohnröhren am Rande des bestehenden Netzes, zwischen Blättern oder (bevorzugt) in Bodenspalten. Die Bodenröhren, die manchmal einige Zentimeter lang sind, schließen sie an das vorhandene Bodentapetum an und beißen in dieses ein Loch als Ausstiegsöffnung. Sie führen ein verstecktes und recht eigenartig diebisches Dasein, nehmen nicht mehr an der Fütterung teil, erscheinen aber, sobald diese vorbei ist und Ruhe im Netz herrscht, ganz plötzlich und überraschend in der Wohnröhre, um sich Nahrungsreste zu holen und in ihr Versteck zu tragen. Dabei weichen sie Begnungen mit dem ♀ oder anderen Jungen aus und bilden — soweit ich sah — keine Gefahr für die übrige Brut. Die „Kleinkinder“ hingegen

gewöhnen sich im fremden Netz allmählich wieder ein. Bei einem Teil von ihnen scheint der Eingewöhnungsprozeß reibungslos vonstatten zu gehen, bei anderen dauert es einige Tage, bis sie ganz heimisch sind. Zwar mischen sich auch diese nach der Umsetzung sofort unter die angestammten Jungen, sofern solche im Netz sind; aber nach einigen Stunden sieht man sie in „eigenbrötlicher“ Weise am Rande der Kinderstube hin- und herwandern, vermißt sie bei den nächsten Fütterungen an der Beute und kann beobachten, wie sie das vorhandene Netzwerk angeregt mit einem winzigen Zick-Zack-Band überspinnen, als wollten sie den fremden Netzgeruch mit eigenem Sekret überdecken. Es ist natürlich viel wahrscheinlicher, die Spinnstätigkeit als Folge einer durch die Ortsveränderung hervorgerufenen Erregung anzusehen; doch gab dieses Verhalten Anlaß zu der Prüfung, ob Jungspinnen überhaupt einen Unterschied zwischen dem Netz ihrer Mutter und einem fremden machen. Dazu habe ich aus den Tapeten zweier Netze, die von *Coelotes*-Müttern in derselben Woche gefertigt worden waren, zwei Stücke gleicher Größe (6×3 cm) und möglichst gleicher Dichte ausgeschnitten, ihre Breitseiten aneinandergeklebt und sie auf den Boden einer Glasschale gelegt. Einige über beide Stücke annähernd gleichmäßig verlaufende Falten sollten den Tieren Anreiz zum Aufenthalt bieten. Als Versuchstiere verwendete ich 26 Junge (Durchschnittsgröße 3,4 mm) aus dem Netz, dem eines der beiden Stücke entstammte. Die Zählung, wie viele Individuen sich in bestimmten Zeitabständen auf dem mütterlichen oder fremden Netzstück niedergelassen hatten, ergab:

Zeit in Stunden nach Versuchs- beginn	Zahl der Jungspinnen	
	auf dem Netzstück ihrer Mutter	auf fremdem Netzstück
24	14	12
48	21	5
72	23	3
96	26	0

Dieser Versuch¹ zeigt schon recht deutlich, daß die Jungen das Netz ihrer Mutter bevorzugen. Es ist damit allerdings nicht sicher erwiesen, daß sie es am Geruch erkennen (was ich für wahrscheinlicher halte) oder ob sie sich von Tastqualitäten in Form feiner struktureller Unterschiede leiten lassen.

Sind die Kleinen eingewöhnt, dann gesellen sie sich den Eingessenen zu, gehen mit diesen ans Futter, betteln die fremde Mutter an und

¹ Ich habe nur diesen einen Versuch angestellt, weil mir zu dieser Zeit keine weiteren gleich strukturierten und gleich alten Tapeten zur Verfügung standen und weil diese Frage später in Vergessenheit geriet.

zanken sich mit ihresgleichen. Leider ist der Möglichkeit, Verhalten und Schicksal umgesetzter Jungtiere zu verfolgen, zeitlich deshalb eine baldige Grenze gesetzt, weil sie mit der nächsten Häutung ihre Farbmarken verlieren. Dasselbe gilt für Verhaltensstudien, von denen im vorhergehenden Abschnitt die Rede war.

VII. Vorstellungen von der Phylogenie dieser Brutpflege

Sucht man nach einer Erklärung für die Entstehung einer solchen Brutpflege, die (wenigstens vorerst) nur rein hypothetisch sein kann, so wird man sich in erster Linie vergegenwärtigen, welche Vorteile den Jungen und damit der Art aus diesem Verhalten erwachsen. Drei Vorteile liegen auf der Hand: die Jungen erhalten *Nahrung* und genießen *Schutz vor Feinden*; letzteres einfach dadurch, daß ihre Mutter sich und ihr Netz verteidigt. Ich konnte nie bemerken, daß sie ihre Jungen oder deren Aufenthaltsort besonders zäh verteidigen würde. Ihre Verteidigungsbereitschaft verrät nur insoweit eine Beziehung zu den Jungen, als deren Anwesenheit ihre Handelsbereitschaft allgemein erhöht (vgl. S. 465). Außerdem gelangen die Jungen durch die Grabtätigkeit der Mutter und den Aufenthalt im Netz auch in den *Schutz vor ungünstigen meteorologischen und standörtlichen Einflüssen* — ich denke hier etwa an den Schutz vor hohen Temperaturen und Trockenheit, den die Bodenröhren gewähren, und an die Ausweichmöglichkeiten im Netz bei anstehendem Wasser. Inwieweit der zweite und insbesondere der dritte Punkt allerdings notwendig sind und ins Gewicht fallende Selektionsvorteile bedeuten, möchte ich dahingestellt sein lassen. Auch bezüglich der Versorgung mit Nahrung darf nicht übersehen werden, daß die Jungen trotz der bestehenden Fürsorge noch gar nicht so unselbständig geworden sind, daß sie — zur Selbständigkeit gezwungen — nicht von klein an selbst Beute fangen und auf mütterliche Hilfe verzichten könnten — wenn sie geeignete kleine Beuteobjekte erhaschen können. Und diese Bedingung scheint mir der ausschlaggebende Punkt zu sein. Die Jungen gelangen durch ihren Aufenthalt im Netz der Mutter an Beutetiere, die sie selbst weder überwältigen noch zerlegen könnten — ein Vorteil, auf den bereits WIEHLE (1937, S. 122) bezüglich der Brutpflege von *Theridion*-Arten allgemein hingewiesen hat. Eine Nahrungsfürsorge durch Fang und Zubereitung größerer Organismen wird aber erst dann notwendig, wenn eine Art aus ökologischen Gründen zur Besiedelung von Biotopen bzw. Biochorien gezwungen ist, in denen es an entsprechender Beute für die Jungtiere mangelt. Wie die Fütterungsversuche zeigten, (vgl. TRETZEL 1961), sind hartschalige Käfer keineswegs die Lieblingsnahrung von *Coelotes*. In Ermangelung zarterer und fetterer Beuteobjekte aber muß diese Spinne eben damit vorliebnehmen, und sie tut es in einem Umfange, daß sie — nach ihrem „Speisezettel“ zu schließen —

auf Käfer weitgehend spezialisiert erscheinen könnte. Die Entstehung einer Nahrungsfürsorge ist deshalb in erster Linie bei derartigen scheinbaren Nahrungsspezialisten zu erwarten, die auf den Fang stark gepanzerter oder wehrhafter Organismen angewiesen sind, welche von den Jungen nicht überwältigt werden können. Tatsächlich sind unter den Spinnen mit Nahrungsfürsorge die beiden Arten, deren Biologie bisher am eingehendsten untersucht worden ist, mehr oder minder Nahrungsspezialisten, nämlich *Theridion saxatile* (Ameisen) und *Coelotes terrestris* (Käfer, auch Ameisen). Das *Theridion* ernährt sich nach NØRGAARD (1956) zu 85% von Ameisen. NØRGAARD bestätigt damit die Feststellungen von NIELSEN (1932, S. 189) und WIEHLE (1937, S. 161). Über die Nahrung der übrigen brutpflegenden *Theridion*-Arten sind wir noch zu wenig unterrichtet. *Theridion ovatum* CL. und *Theridion pictum* WALCK. fangen nach WIEHLE (1937) „Anflugbeute“. Dasselbe dürfte auch für *Theridion lunatum* CL. gelten. In jedem Falle bedarf es allerdings der Nachprüfung, ob es in den entsprechenden Biotopen tatsächlich an Kleinbeute für die Jungen mangelt bzw. gemangelt haben könnte. Außerdem sei nicht verschwiegen, daß es eine Reihe von Käferfressern unter den Spinnen gibt, bei denen keine Nahrungsfürsorge beobachtet worden ist.

Empfindlicher Nahrungsmangel mag also in erster Linie zur Entstehung dieser Nahrungsfürsorge Anlaß gegeben haben. Durch ihn könnten die Jungen, die sich (wie andere Spinnenkinder auch) zunächst schon zerstreut, aber außerhalb des Netzes zu wenig Nahrung gefunden hatten, gezwungen worden sein, ins mütterliche Netz zurückzukehren, um dort mit Nahrungsresten vorliebzunehmen. Anfangs mögen sie ihrer Mutter ausgewichen sein. Im Laufe vieler Generationen aber haben sie sich deren Lebensgewohnheiten angepaßt und in zunehmendem Umfange rezeptorische Korrelate für deren Bewegungen, insbesondere für diejenigen, die mit dem Beutefang zusammenhängen, erworben. Das Zustandekommen einer derartigen „Adaptation“ ist unschwer verständlich, wenn man sich die radikale Wirksamkeit der von den Spinnenmüttern vorgenommenen Selektion vor Augen führt.

Größere Schwierigkeiten bereitet die Erklärung, wie sich die Spinnenmutter den Hemmungsmechanismus, ihre Jungen aufzufressen, erworben hat. Ungeachtet dessen, ob die Duldung und das „Kennenlernen“ der Jungen bei den ♀♀ nun auf Negativdressur oder auf Gewöhnung beruht, muß schon angeborenermaßen ein Hemmungsmechanismus ausgebildet sein, der die Mütter spätestens bei genauerer Untersuchung der Jungen, d. h. bei der Kontrolle, am Biß hindert. Ohne diese Sicherung wäre den Jungen eine derartige Bewegungsfreiheit im mütterlichen Netz nicht möglich. Meines Erachtens war seitens der Jungen nur das beharrliche Bleiben im mütterlichen Netz,

weibchenseits nur die Ausbildung dieser Hemmung für das ausreichende Funktionieren dieser Art von Brutpflege notwendig. Alle weiteren Handlungen, insbesondere die Überlassung von Beute, ergeben sich recht zwangsläufig aus diesen bedeutsamen Entwicklungsschritten. Die Ausbildung dieses Hemmungsmechanismus mag nun dadurch begünstigt worden sein, daß wohl schon primär gewisse vertraute Tast- und Geruchsqualitäten wenigstens einen Teil der ♀♀ daran gehindert haben, ihre Brut einfach aufzufressen. Eine weniger „tolerante“ Art von ♀♀, die dies nicht lassen konnte, hat dadurch die Selektion sehr gefördert. Dies wäre auch eine Erklärung für die recht merkwürdige Feststellung, daß auch Nichtmütter in der Regel diesen Hemmungsmechanismus schon besitzen und deshalb eine große Toleranz gegenüber aufgezwungenen Jungen an den Tag legen.

Diese Brutpflege hätte sonach ihren Ausgang von einer Art Schmarotzerdasein der Jungen genommen. Daran scheint sich bis heute nicht sehr viel geändert zu haben. Die Selektion hat offensichtlich am Verhalten der Jungen weit stärker und entwicklungsfördernder angesetzt als an dem der Mutter. Sie haben die mütterlichen Bewegungen „verstehen“ und das Futter abzubetteln „gelernt“. Auch bei der Futterversorgung innerhalb der Wohnröhre liegt die Aktivität weitestgehend auf seiten der Jungen. Die Mutter hat anscheinend wenig dazugelernt, jedenfalls ihre Gewohnheiten nicht geändert und ihr Verhalten nicht auf die Jungen ausgerichtet. Ihr Verhalten Feinden gegenüber oder auch ihre Behandlung von Beutetieren erscheint relativ ausdifferenzierter.

In diesem Zusammenhang verdienen die sehr interessanten Beobachtungen WIEHLES (1928, S. 141) an der auf Korsika häufigen Theridiide *Argyrodes gibbosus* LUC., welche in den Netzen einiger größerer Araneiden (z. B. *Argiope lobata*, *Aranea adianta* u. a.) schmarotzt, hervorgehoben zu werden.

Diese Schmarotzer spinnen von ihrem eigenen, kleinen und irregulären Netz aus, das sie am Rande eines Araneiden-Netzes errichten, Signal- und Verbindungsfäden nach den Rändern des Wirtsnetzes und sitzen dort regungslos mit weit vorgestreckten Beinen. „Sobald die Beute in das Radnetz geraten ist, kommen sie in Bewegung und tasten sich äußerst vorsichtig und langsam nach den Rändern und der Nabe. Nach 20—30 min sitzen sie dann an der Beute und saugen gemeinsam mit der Wirtsspinnne“ (und zwar auf der ihr abgewandten Netzseite). „Bei unruhigen Bewegungen derselben lassen sie sich an einem Faden fallen, aber nur, um nach kürzester Zeit mit der gleichen Dreistigkeit zurückzukehren. Oft sitzen sie dann saugend direkt zwischen den Tastern der *Argiope*“ (S. 142). *Argyrodes* geht aber nicht nur an bereits eingespeichelte, sondern auch an vorläufig eingewickelte Beute, die noch an den Fangstellen hängt und trägt sie an ihren Aufenthaltsort, „sie stiehlt also auch die Beute der Wirtsspinnne“. WIEHLE berichtigt die Ansicht älterer Autoren, daß sich *Argyrodes* von den kleineren Beutetieren ernähre, die der Gefräßigkeit der Araneiden entgingen. Er prüfte die Bedeutung der Beutegröße, indem er diese Spinnen im Terrarium mit Drosophilen fütterte,

die zu Dutzenden an den Klebfäden des Radnetzes hängenblieben. Während die *Argiope* die kleinen Dipteren fraß, verblieben die Theridiiden in ihrer „Jethargischen Stellung“. Auch wenn *Argiope* auf Störung hin ihr Netz in starke Schwingungen versetzte, reagierte *Argyrodes* nicht. „Werfe ich dagegen eine *Calliphora* in das Netz, und die Araneide wickelt die Beute ein und schleppt sie nach der Nabe, so kommt augenblicklich Leben in die Schmarotzerspinnen. Sie scheinen also sehr fein die verschiedenen Erschütterungen des Netzes unterscheiden zu können.“ (Kursiv vom Verfasser.) „Die Frage, warum die Wirtsspinne die Schmarotzer duldet, glaube ich dahin beantworten zu können, daß sie den Diebstahl nicht bemerkt. Die Theridiiden nähern sich immer der Unterseite der Araneide, diese aber ist vor allen Dingen auf die Beachtung der Erschütterungen des Netzes eingestellt, eine solche wahrnehmbare Erschütterung wird aber sicher nicht von den langsam und vorsichtig sich herantastenden *Argyrodes* erzeugt“ (S. 143).

Nach GERTSCH (1949) kommen *Argyrodes*-Arten (die heute übrigens zur Gattung *Conopistha* gestellt werden) mit gleicher kommensaler Lebensweise auch in den USA vor. Eine ähnliche Lebensweise scheinen auch Angehörige der Gattungen *Sergiolus* und *Nops* zu führen, die sich gelegentlich in den Netzen des sozialen *Anelosimus eximius* finden (GERTSCH 1949, S. 167). Dieser Fall ist im Hinblick auf unsere Probleme in mehrfacher Hinsicht interessant. Er beweist, daß eine Nahrungsbeschaffung aus dem Netz einer Spinne auch einem Angehörigen einer anderen Familie, also einem Vertreter eines ganz anderen Lebensformtyps, möglich ist. So kann man sich Anfänge dessen vorstellen, was wir heute als „Nahrungsfürsorge“ anzusprechen geneigt sind. *Conopistha* hat sich in das Leben der Wirtsspinne eingeschlichen und deren Verhaltensweisen sowie die Bedeutung verschiedenartiger Netzerschütterungen (notgedrungen) „verstehen gelernt“. Eine primäre Notwendigkeit für sie, ein selbständiges Leben aufzugeben, läßt sich allerdings nicht ersehen, zumal sie selbst noch Netze herstellt.

Nicht jeder Entwicklungsschritt in der Natur muß notwendigerweise einen Selektionsvorteil bedeuten; doch bin ich der Ansicht, daß gerade diese Brutpflege, insbesondere die unterschiedliche Differenzierung des Verhaltens der Jungen und der Mutter, ein gutes Beispiel für die differenzierende Wirkung und evolutive Kraft der Selektion ist. Die auffallende und weitgehende Entwicklungskonvergenz der Brutpflege bei *Coelotes* und *Theridion*-Arten läßt gleiche Voraussetzungen, vor allem aber gleiche Anforderungen annehmen.

Diese Brutpflege macht den Eindruck einer noch weitgehenden Ursprünglichkeit, die aber keineswegs gleichbedeutend mit einem geringen phylogenetischen Alter zu sein braucht. Für die Beurteilung ihres Entwicklungsgrades halte ich vor allem zwei Punkte für wichtig: das Verhalten der Jungen zueinander und die beträchtlichen Verhaltensvariationen im Brutpflegeverhalten der ♀♀. Letztere umfassen alles, was in dieser Arbeit als „Ausnahmeverhalten“ vermerkt ist, z. B. Nahrungserbrechen, besondere Lockbewegungen und dergleichen. Hier

ist zweifellos „Bildungsmaterial“ vorhanden, sind Entwicklungsmöglichkeiten bereits angebahnt, die die Voraussetzung dafür geben, daß im Laufe der Evolution aus „guten“ Müttern noch „bessere“ werden könnten. Gerade in den Fällen solchen Ausnahmeverhaltens zeichnet sich der bedeutsame Schritt von einer „passiven“ Brutpflege, die — wie im vorliegenden Falle — im großen und ganzen lediglich aus Duldung und Überlassung besteht, zu einer „aktiven“ ab, bei der die Jungen offensichtlicher in den Funktionskreis der Mutter einbezogen sind und bei der sich Instinkthandlungen finden lassen, die ausschließlich von Müttern ausgeführt werden. Die Schritte von der Überlassung gefangener Beute bis zum Erbrechen aufgenommener Nahrung, vom Fallenlassen eines Brockens bis zur Futterüberreichung an ein Junges, von den üblichen „beziehungslosen“ Bewegungen mit anlockender Wirkung auf die Jungen bis zu „korrespondierenden“ Lockbewegungen mit Bezug auf einen Jungenreiz sind, wie schon einmal erwähnt, nur klein und in evolutiver Hinsicht jeweils die nächsten, die wenigstens von einzelnen Müttern bereits ausgeführt werden. Es ist jedoch die Frage, ob eine Weiterentwicklung in diesem Sinne je zur Verhaltensnorm dieser Spinnen- ♀♀ werden wird; denn solche Verhaltensunterschiede, die unter Umständen gleich mehrere Entwicklungsschritte umfassen, sind meines Erachtens ein Zeichen dafür, daß zwar einerseits die Variabilität der Verhaltensweisen gegeben ist, aber andererseits der Selektionsdruck fehlt, der diese auf eine notwendige höhere Entwicklungsstufe ausrichten würde. Sie sprechen auch dafür, daß das Verhalten von einer denkbaren höheren brutpflegerischen Leistung noch weit entfernt ist. Was das Verhalten der Jungen zueinander anbelangt, halte ich die Feststellung, daß sie durch Kannibalismus erhebliche Ausfälle in ihren eigenen Reihen verursachen, in diesem Zusammenhang für recht wichtig. Die arterhaltende Bedeutung des mütterlichen Schutzes sehen wir in einer biologisch nicht gerade sinnvoll erscheinenden Weise dadurch in Frage gestellt oder doch stark gemindert, daß sich die Jungen buchstäblich hinter dem Rücken der Mutter als Beuteobjekte behandeln. Zwar kann es rechnerisch vielleicht (!) auf das gleiche Endergebnis hinauslaufen, ob die schwächeren Individuen schon im Netz oder erst später ausgemerzt werden; aber abgesehen davon, daß es nicht sicher ist, ob es wirklich nur die schwächeren sind, halte ich es nicht für notwendig, den Selektionsprozeß schon in die Kinderstube zu verlegen und dadurch die Überlebensaussichten von vornherein zu verringern. Bei einem hochentwickelten Sozialleben sollte man so sichere Kennzeichen einerseits und so zuverlässige Hemmungsmechanismen andererseits erwarten, daß der Geschwistermord auf wenige versehentliche Fälle beschränkt bliebe. Die Auslösemechanismen, die das gegenseitige Verhalten von Mutter und Jungen steuern, sind nachweislich besser entwickelt oder

funktionierend als die zwischen den Jungen. Die Erklärung dafür liegt auf der Hand: Die von der Spinnenmutter vorgenommene Selektion war schärfer und richtungsweisender. Sehr bemerkenswert ist ferner, daß sich solche Übergriffe von Jungen in der Kinderstube und noch häufiger außerhalb des Netzes, aber nicht in der Wohnröhre ereignen, trotz der hier zahlreich vorkommenden Futterstreitigkeiten. Als nächstliegende Erklärung mag man daran denken, daß die Jungen ja die überwiegende Zeit in der Kinderstube verbringen, daß sie dort vor allem Hunger bekommen und beim Betreten der Wohnröhre auf die Beute konzentriert sind. In phylogenetischer Hinsicht könnte dies aber auch so verstanden werden, daß die Jungen ihre Kinderstube als Aufenthaltsort (Lauerposten) außerhalb oder am Rande der mütterlichen Wohnröhre „betrachten“. Hier sind sie selbständiger und leichter geneigt, selbst Beute zu machen. Mit dem Betreten der Wohnröhre aber begeben sie sich in das mütterliche Netz im engeren und vielleicht auch ursprünglicheren Sinne zurück. Dies erfordert eine Beachtung der „Verhaltensregeln“ gegenüber der „Gastgeberin“ und den „Tischgenossen“.

SIMON (1891, S. 5) nannte die Spinne schlechthin den Typus des Einzelwesens. Fast alle der rund 20000 Spinnenarten, die auf der Erde bekannt sind, sind Einzelgänger von klein an. Schon kurze Zeit nach Verlassen des Eikokons zerstreuen sie sich und beginnen eine selbständige Lebensweise. Bei vielen Arten erlebt die Mutter das Schlüpfen ihrer Jungen gar nicht mehr. Dieser Vielzahl stehen nach bisherigen Kenntnissen nur einzelne Arten mit Nahrungsfürsorge gegenüber, die in vorliegender Arbeit alle erwähnt sind. Es sind auffallenderweise fast ausnahmslos europäische Arten, was sich wahrscheinlich aus der gründlicheren Durchforschung dieses Faunengebietes erklärt. Ihre Brutpflege leitet — was sich erst jetzt deutlicher abzeichnet — direkt zum Verhalten der kleinen Gruppe ausgesprochen sozialer Spinnen über, die auf wärmere Länder beschränkt sind. *Verweilen bei unseren Arten nur die Jugendstadien im mütterlichen Netz und stehen damit in Sozialkontakt, so bleiben die sozialen Spinnen* (im engeren Sinne) — die Bezeichnung stammt von SIMON — *zeitlebens im Verband*.

Ihre Entdeckung geht auf einen Nichtfachmann zurück: v. AZARA erwähnt eine nicht näher beschriebene Art in der Schilderung seiner Reise nach Südamerika (Paraguay) (1810, S. 88—89). Die ersten wissenschaftlichen Beschreibungen verdanken wir CAMBRIDGE (1889) und SIMON (1891), der sie in Venezuela studiert hat. Diese Spinnen haben eine selbständige Lebensweise ganz aufgegeben. Doch unterscheidet SIMON (1891) unter den venezuelischen Arten, die sich über mehrere Spinnenfamilien verteilen, verschiedene Entwicklungsstufen der Vergesellschaftung: Bei den einen bleibt sie auf die Fortpflanzungsperiode beschränkt, bei den anderen ist sie dauernd zu beobachten. Unter letzteren gibt es Übergangsstufen zu völlig gleichartiger Gemeinschaftsarbeit aller Individuen. Das Verhalten aller sozialen Arten bedarf noch einer eingehenden Untersuchung, insbesondere

in bezug auf die beim Studium von *Coelotes* aufgetretenen Probleme. In unserem Zusammenhang erscheint mir die Beobachtung wichtig, daß sich bei den sozialen Uloboriden der Tropen von Zeit zu Zeit Individuen aus dem Verband lösen, sich an die Peripherie des Gemeinschaftsnetzes begeben, um dort ihr eigenes, gattungscharakteristisches Rundnetz zu spinnen (GERTSCH 1949, S. 151). In gewissen Entwicklungs- oder Zeitabschnitten scheint also der ursprüngliche Trieb zu selbständiger Lebensweise atavistisch wieder durchzubrechen.

JAMBUNATHAN (1905) verdanken wir wohl die ausführlichste und anschaulichste Beschreibung der Lebensweise sozialer Spinnen am Beispiel des über Südindien verbreiteten *Stegodyphus sarsinorum* KARSCH. Diese 6 (♂) bis 8 mm (♀) lange Art wählt für die Anlage ihres Netzes meist die stachelige Birne und überspinnt den Baum so sehr, daß seine Blätter kaum mehr sichtbar sind. Das aschgraue Netz ist schwammähnlich, von ineinandergehenden Kanälen durchzogen, und besitzt eine Anzahl von Außenöffnungen. Sein äußerer Überzug besteht aus dicken, klebrigen Fäden. Der Netzbau wird von den ♀♀ besorgt, von denen jedes an mehreren Stellen arbeitet. Auch junge ♂♂ nehmen daran teil; ältere dagegen balzen nur und stören die ♀♀ bei der Arbeit. Die Beute wird gemeinsam gefangen und (meist) eingetragen. Auch Anwandlungen von Selbstsucht scheinen vorzukommen. Kämpft ein Einzeltier mit wehrhafter Beute (Ameise), eilen andere zu Hilfe. Die geschlüpften Jungen setzen sich teilweise nach Lycosidenart auf den Rücken der Mutter. Bis zur zweiten oder dritten Häutung scheinen sie keine Nahrung zu sich zu nehmen. Dann nehmen sie an der Nahrung teil. JAMBUNATHAN bemerkt (S. 370), daß er oft gesehen habe, wie sich die Mutter zurückzog, um die Nahrung den Jungen zu überlassen. (Ihr Verhalten scheint also — was die Nahrungsfürsorge anbelangt — dem von *Coelotes* sehr ähnlich zu sein!) Nach einigen Häutungen beginnen die Jungen schon mitzuweben. Kleine Netzstücke und verstreute Fäden zeigen ihre kindlichen Bemühungen. Während die Jungen heranreifen, verlassen die Erwachsenen das Netz, um neue Kolonien zu gründen, oder gehen ein. Die Entwicklungsdauer vom Schlüpfen bis zur Geschlechtsreife beträgt nur 3 Monate. Im Winter werden die Netzwände verdickt, besonders oben als Regenschutz, und die Öffnungen auf der Windseite geschlossen.

Ebenso wie die Arten mit Nahrungsfürsorge gehören auch die sozialen Spinnen ganz verschiedenen Familien an. Unter den *Eresidae* beispielsweise sind die *Stegodyphus*-Arten bekannte soziale Spinnen, von denen der eben erwähnte *Stegodyphus sarsinorum* in Südindien, *Stegodyphus gregalis* in Südafrika lebt. Von *Theridiidae* ist *Anelosimus socialis* über Brasilien, Venezuela und Panama, *Anelosimus studiosus* im südlichen Teil der USA verbreitet (GERTSCH 1949). Der *Amaurobiidae* *Amaurobius socialis* lebt in den Jenolan-Höhlen von Neusüd Wales. Dort fertigen diese Spinnen nach GERTSCH (1949, S. 143) in Gemeinschaftsarbeit riesige Netze von fast 6,5 m Länge und über 1 m Breite an, die vom Höhlendach herabhängen und über die Stalaktiten drapiert sind. Paarung, Eiablage und Aufzucht der Jungen erfolgen innerhalb dieses Netzes. Auch die *Uloboridae* stellen eine Reihe tropischer Arten, die ebenfalls ausgedehnte Gemeinschaftsnetze herstellen, in denen eine große Anzahl von ♂♂ und ♀♀ friedlich zusammenleben. Am bekanntesten ist *Uloborus republicanus* (tropisches Amerika) geworden.

Formen gelegentlicher lockerer Vergesellschaftung erwachsener Tiere finden wir vor allem bei einigen Salticiden. So entdeckte beispielsweise CRANE (1949, S. 203) eine Gruppe von 14 Individuen der Springspinne *Semorina megachelyne* CRANE, die aus Tieren verschiedenen Alters und Geschlechtes bestand, zusammen in einem Seidengespinnst.

Zusammenfassung

Coelotes treibt Brutpflege im Sinne einer *Nahrungsfürsorge*. Bei Spinnen war eine solche bisher nur bei sechs *Theridion*-Arten, dem Sparassiden *Olios* und bei sozialen Spinnen bekannt, aber in keinem Falle genauer untersucht. Die Jungen bleiben nach Verlassen des Kokons noch durchschnittlich 34 Tage im Netz der Mutter. Während dieser Zeit machen sie drei Häutungen durch, die in Abständen von 5, 6 und 19—22 Tagen aufeinanderfolgen. Die Spinnenmütter bleiben noch 33—81 Tage nach dem Erscheinen ihrer Jungen am Leben, in der Regel also wenigstens so lange, bis ihre Jungen „selbständig“ geworden sind und die Bindung an das mütterliche Netz verlieren. Voraussetzung für ein derartiges familiäres Zusammenleben und damit nicht nur für das jeweilige Bestehen, sondern auch — phylogenetisch gesehen — für das Zustandekommen einer solchen Brutpflege ist die Fähigkeit der Spinnenmutter, die Jungen und insbesondere die von ihnen verursachten Netzerschütterungen von denen anderer Organismen (Beutetieren, Feinden) unterscheiden zu können. Der Grundfrage, woran sie die Jungen erkennen und warum deren Bewegungen auf dem Netz ihre Fanghandlung nicht auslösen, wurde besondere Beachtung geschenkt. Da fremdartige Spinnen von Jungengröße und -färbung sogar von einem geblendeten ♀ „erkannt“ und getötet wurden, schied die Annahme, daß die Jungen bei ihren Bewegungen nicht die zur Auslösung der Fanghandlung erforderliche Intensität der Netzerschütterung erzeugen, als nächstliegende und einfachste Erklärung aus. Es war deshalb zu vermuten, daß sich die ♀♀ von Unterschieden in der Erschütterungsqualität leiten lassen. In dieselbe Richtung deutete auch das Ergebnis weiterer Versuche, bei denen ich Junge durch Bestreichen oder Verkleben von Extremitäten zu einer atypischen Bewegungsweise veranlaßte. Die ♀♀ gerieten daraufhin in „Zweifel“ über die Artzugehörigkeit der Jungen und kontrollierten sie. Bei diesem ausgeprägten *Kontrollverhalten* eilt eine Spinnenmutter sprungartig auf ein verdächtiges Junges zu, versperrt ihm mit den Vorderbeinen den Rückweg und legt ihm einige Sekunden lang einen Palpus leicht auf das Abdomen. Dann dreht sie sich ruckartig um, oder das Junge läuft einfach weg. Die Kontrolle läßt sich als eine ritualisierte Fanghandlung verstehen, bei der aber nicht nur die Endhandlung, der Biß, gehemmt ist, sondern

bei der auch schon vorhergehende Teilhandlungen modifiziert und gleichsam „entschärft“ sind. Der Ausweis, den die Jungen geben, ist nicht stereotyp, sondern offensichtlich situationsbedingt und vom Erregungsgrad der Mutter abhängig. Geruchs- oder Tastqualitäten haben sich nicht als Kennzeichen erweisen lassen. Manchmal mögen bestimmte Bewegungen (Beinbewegungen, Körperzittern) als Ausweis dienen; vermutlich aber erkennt die Mutter ein Junges an seinem Gesamtverhalten, d. h. an der „Selbstverständlichkeit“, mit der es eine solche Kontrolle über sich ergehen läßt.

Zur Analyse der reaktionsbestimmenden quantitativen und insbesondere qualitativen Komponenten von Erschütterungsreizen wurde in dieser Arbeit erstmals der Versuch gemacht, die von verschiedenartigen Spinnen und Beutetieren verursachten mechanischen Netzerschütterungen mit Hilfe eines Tauchspulensystems und Verstärkers abzutasten und in elektro-akustische Schwingungen umzuwandeln, um sie auf Tonband aufnehmen und über eine an der Schwingspule eines Lautsprechers befestigten Vibrationsnadel wieder als mechanische Schwingungen in das Netz der Versuchstiere zurückschicken zu können. Bei derartigen Reproduktionen von Netzerschütterungen trat das völlig Unerwartete ein, daß die ♀♀ sogar auf den „willkommenen“ Lauf eines Käfers in der Regel negativ bis phobisch reagierten. Das Ausbleiben einer Reaktion auf die Reproduktion eines Jungenlaufes war deshalb nicht als die „richtige“ Antwort zu werten. Auf diese Weise konnte also nur bewiesen werden, daß diese Spinnen in der Lage sind, die natürlichen Bewegungen von Organismen auf dem Netz von deren Reproduktion zu unterscheiden. Der von ihnen bemerkte Unterschied konnte nur qualitativer Art sein, da sich die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals angleichen ließ. Er bestand hauptsächlich in einer Verschiebung innerhalb des Frequenzspektrums. Während bei der Originalerschütterung die weitesten Amplituden im Bereich der tiefsten Frequenzen, schätzungsweise vornehmlich unter 20 Hz, liegen, verschieben sie sich bei der Reproduktion infolge der technisch bedingten Dämpfung so tiefer Frequenzen in den Bereich zwischen 125 und 180 Hz. Die reproduzierten Netzerschütterungen werden deshalb sichtbar schneller, ruckartiger und vor allem härter. Ihnen fehlt der größte Teil der langsamen, weichen Netzschwingungen, die ein lebender Käfer verursacht. Im Gegensatz zu diesen Reproduktionen wurden sinusförmige Schwingungen, auch wenn sie im gleichen Wiedergabeverfahren ins Netz geschickt wurden, in der Regel positiv beantwortet. Dieser Reaktionsunterschied wird mit einer auf Erfahrung (Prägung) beruhenden Kenntnis der originalen, komplexen Netzerschütterungen erklärt. Während sinusförmige Schwingungen biologisch indifferente Reize dar-

stellen, kommen die Reproduktionen den biologisch bedeutungsvollen und erfahrungsgemäß bekannten zweifellos am nächsten, haben aber durch die genannte Veränderung im Frequenzspektrum für die Spinnen eine andere Bedeutung erlangt. Die Tonbandaufzeichnungen der von verschiedenartigen Organismen erzeugten Netzerschütterungen ermöglichen eine objektive Analyse der Erschütterungsunterschiede; doch bleibt fraglich, inwieweit diese für die Spinne reaktionsbestimmend sind. Dabei ergab sich ganz grundsätzlich, daß netzfremde Tiere, insbesondere die Hauptbeuteobjekte, beim Lauf auf dem Netz neben stärkerer Intensität und häufigerem Intensitätswechsel beträchtlich höhere und anteilmäßig stärker hervorgetretene Frequenzen erzeugen als die Netzsassen (♀ und Junge). Diese bewegen sich auf dem adäquaten und vertrauten Substrat viel reibungsärmer. Das Hinzutreten höherer Frequenzen bei der Netzerschütterung ist der eine wesentliche Qualitätsunterschied. Beim Lauf der Hauptbeutetiere ist der Anteil hoher Frequenzen stets groß und kennzeichnend. Bei Jungen treten solche erst bei schnelleren und hastigeren Bewegungen hinzu. Sobald ein Junges zu solchen veranlaßt wird, erhöht sich die Erschütterungsintensität, und die Frequenzkurve greift weiter nach oben aus. In engem Zusammenhang mit qualitativen Merkmalen steht die eigenartige Laufweise der Jungen: Sie laufen in kurzen Etappen. Dadurch wird vermutlich eine Aufschaukelung der schwingenden Netzfläche vermieden. Ein weiteres qualitatives Merkmal des Laufes von Beutetieren ist die Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels. Auf der Suche nach rhythmischen Besonderheiten ließ sich finden, daß ein Jungenlauf mit einer Intensitätssteigerung im Bereich tiefer Frequenzen beginnt. Höhere treten erst um Sekundenbruchteile später hinzu. Bei netzfremden Tieren ist es gerade umgekehrt. Hier setzen die Erschütterungen entweder im gesamten Frequenzbereich gleichzeitig und „akkordartig“ ein, oder die hohen Frequenzen treten kurz vor den mittleren und tiefen in Erscheinung. Da sich jedoch auch diese nachweisbaren Qualitätsunterschiede letztlich alle quantitativ ausdrücken, ist es fraglich, ob der Behandlungsunterschied, den die ♀♀ zwischen Jungen und Beutetieren machen, auf einem wirklichen Erkennen oder lediglich auf einem Mangel an Reizquantität bei den Erstgenannten beruht.

Der Versuch, ♀♀ auf sinusförmige Schwingungen gleicher Intensität, aber verschiedener Frequenz zu dressieren, hatte keinen eindeutigen Erfolg. An Dauervibrationen gewöhnten sich vier ♀♀ so, daß sie nach 45 min bis 7 Std auf andersartige Erschütterungsreize, die *zusätzlich* geboten wurden, wieder ansprachen. Sie griffen Käfer an, wurden aber bei Bißversuchen von den Vibrationen, welche die Beutebewegungen überlagerten, irritiert und waren nicht in der Lage, den Lähmungsbiß

anzubringen. — Der niedrigste Wert für die *Reaktionsschwelle*, der sich auf indirekte Weise ermitteln ließ, betrug $9,6 \cdot 10^{-4}$ mm Fadenauslenkung. Die höchste Frequenz sinusförmiger Schwingungen, auf welche adulte ♀♀ bei äußerst geringer, mikroskopisch nicht meßbarer Amplitude noch reagierten, war 10 kHz. — Gegenüber einem wiederholten Erschütterungsreiz bestimmter Qualität und Richtung tritt bei *Coelotes* eine Art Schwellenerhöhung ein, die bald zu einer Reaktionssperre führt; dagegen wird derselbe Reiz, wenn er aus anderer Richtung kommt, oder ein andersartiger aus derselben weiterhin positiv beantwortet. Dieses Verhalten wird mit *reizspezifischer Ermüdung* erklärt; doch ist nicht ausgeschlossen, daß dabei auch Merkvorgänge eine Rolle spielen. Es schützt die Tiere vor biologisch sinnwidrigem „Leerlauf“ allgemein. Im besonderen ermöglicht es ihnen, sich sowohl an die Bewegungsart als auch an den Bewegungsort der Jungen zu „gewöhnen“ und wird deshalb zumindest als die Reaktionsgrundlage angesehen, auf der sich diese Brutpflege entwickelt hat.

Die *Fütterung der Jungen* erfolgt (von einer Ausnahme abgesehen) grundsätzlich in der Weise, daß ihnen die Mutter die getötete und eingespeichelte Beute überläßt. Bei der Behandlung der Beute zeigen sich als wesentliche Unterschiede zwischen Müttern und Nichtmüttern, daß erstere schneller abtöten und ihre Nahrungsaufnahme stark reduzieren. Die Jungen *betteln* ihrer Mutter das Futter ab. Dieser wirksame Auslösemechanismus ist dann am deutlichsten zu sehen, wenn das ♀ kleine Beute frei zwischen den Cheliceren hält. Die bittenden Jungen bestreichen mit Vorderbeinen und Palpen einige Male schnell irgendeine Körperstelle, meist die Cheliceren, Palpen oder ein Bein der Mutter, worauf diese den Bissen fallen läßt. Sobald er auf dem Röhrenboden liegt, deckt ihn das Junge, indem es sich mit dem Vorderkörper über ihn stellt und der Mutter den Hinterleib zukehrt. Dann trägt es ihn schleunigst in ein Versteck und bringt ihn auch vor den Geschwistern in Sicherheit. Die Mehrzahl der bittenden Jungen, vor allem erfahrenere, warten aber gar nicht ab, bis die Mutter das Futter fallen läßt, sondern nehmen es aus ihren Cheliceren, wobei sie mit streichelnd-tastenden Bewegungen an ihr hochstreben, bis sie es mit ihren Mundgliedmaßen erfassen können. Die Spinnenmutter öffnet dabei nur die Cheliceren, bleibt sonst steif und gleichsam unbeteiligt stehen und läßt jede Hinwendung zu einem bittenden Jungen mit gerichteter Futterabgabe vermissen. Eine Futtermverweigerung kommt nur dann vor, wenn die Beute noch nicht genügend gelähmt ist. Auch die Abgabe großer Beute beruht (wenigstens primär) auf demselben Mechanismus, nur ist er hier nicht so augenfällig, weil diese auf dem Röhrenboden liegenbleibt und von der Mutter nicht fallen gelassen, sondern verlassen wird. Die Bettel-

bewegungen leiten sich offensichtlich von Tastbewegungen mit den Vorderbeinen und Riechbewegungen mit den Palpen ab. Die Futterabgabe läßt sich phylogenetisch als Teilhandlung oder Vorbereitung auf den Angriff verstehen, den das ♀ ursprünglich gegen ein belästigendes Junges zu führen „beabsichtigt“ hat. Dazu mußte es sich erst der Beute entledigen, um die Cheliceren frei zu haben. An großer Beute (Käfer und Larven) bevorzugen die Jungen die relativ trockenen Intersegmentalhäute und Wundränder vor dem herausquellenden Körperinhalt und hängen bald in dichter Traube daran. Beim Fressen beantworten sie jeden Krabbelreiz in ihrer Umgebung mit heftigem Abwehrstrampeln ihrer Hinterbeine, da Verdrängungsversuche ihrer Geschwister nur von hinten zu erwarten sind. Die Betastungsweise ihrer Geschwister können sie von andersartigen Berührungsreizen unterscheiden. Als abnorme Fütterungsweise erfolgte bei einem ♀ regelmäßig nach dem Beutefang ein *Erbrechen flüssiger Nahrung* auf den Röhrenboden.

Die Jungen bevorzugen vorverdaute (vom ♀ eingespeichelte) Nahrung vor frischer und werden auf eine Entfernung unter 15 mm durch Duftstoffe angelockt. Auf größere Entfernung werden sie über das Vorhandensein von Beute durch Netzerschütterungen verständigt, die von Bewegungen der Mutter erzeugt werden und als taktile *Locksignale* Auslöserfunktion erlangt haben. Dabei handelt es sich aber nicht um einen ganz bestimmten Erschütterungsreiz, den die Mutter mit einer besonderen Lockbewegung verursacht, sondern um solche, die auf eine Reihe verschiedenartiger Bewegungen zurückgehen und einander ersetzen können. Sie haben nur das eine gemeinsam, daß sie schwache und weiche Netzschwingungen darstellen. Eine solche Auslöserfunktion kommt — nach dem Grad ihrer Lockwirkung absteigend geordnet — den Putzbewegungen, den Laufbewegungen beim Überspinnen der abgelegten Beute und den rhythmischen Schwingungen beim Einspeichelungs- und Saugakt zu. Ihre zeitliche Aufeinanderfolge ist gerade umgekehrt. Es ist deshalb fraglich, ob die graduellen Unterschiede in der Reizwirkung tatsächlich auf ihren Qualitätsunterschieden oder lediglich auf einer Summationswirkung durch Wiederholung qualitativ verschiedenartiger, in ihrer Wirkung aber weitgehend gleichwertiger Reize beruhen. Es war keine Bewegung zu finden, die nach dem Beutefang nur von brutpflegenden ♀♀ regelmäßig ausgeführt würde und sich demnach zeichengebend speziell an die Jungen wenden könnte. Die Mütter führen die üblichen Handlungen im Rahmen des Beutefanges ungeachtet der Anwesenheit von Jungen auf. Erst durch das „Verständnis“ und die Reaktion der Jungen werden die von ihnen ausgehenden Erschütterungsreize, denen an sich keinerlei Mitteilungs-

funktion zukommt, zu taktilen Locksignalen. Vereinzelt waren an ♀♀ aber auch klopfende oder zupfende Bewegungen mit Extremitäten zu beobachten, die zu den Jungen offensichtlich in „korrespondierende“ Beziehung traten, indem sie durch eine taktile Wahrnehmung derselben ausgelöst wurden. Sie erfolgten nur dann, wenn die ♀♀ mit frisch gefangener, kleiner Beute vor gesättigten Jungen standen, und erweckten nicht nur den Anschein spezieller Locksignale, sondern erzielten auch bei den Jungen eine auffallend starke Lockwirkung. Das *Warnsignal* hingegen ist stereotyp. Es besteht aus einem kurzen, heftigen Netzstoß, den die Mutter meist durch stampfendes Aufsetzen eines Hinterbeines, seltener durch Aufschlagen ihres Abdomens erzielt. Damit schickt sie „vorwitzige“ Junge, die sie beim Angriff begleiten wollen, in die Wohnröhre zurück. Die Warnung wird als eine Intentionsbewegung aufgefaßt, mit der das ♀ die Umkehr zum Jungen andeutet, dessen Lauf sie in der Ortung des Beuteobjektes stört. Die Reaktion der Jungen auf Lock- und Warnreize ist angeboren. Die Jungen sammeln sich an Orten vermehrter „Krabbelei“ und locken sich dadurch auch gegenseitig an.

Während der Nahrungsaufnahme innerhalb der Wohnröhre wurden trotz der häufigen Futterstreitigkeiten keine Ausfälle unter den Jungen durch Mord oder Verletzung beobachtet, wohl aber außerhalb derselben während längerer Hungerperioden, nach Netzerstörung und Umgebungswchsel. Die Zahl der Jungen verringert sich im Laufe ihres Aufenthaltes im Netz der Mutter bis auf die Hälfte. Dabei fallen nicht einfach nur die kleineren und schwächeren Individuen den größeren zum Opfer, sondern anscheinend in erster Linie solche, die gelegentliche Angriffsübungen ihrer Geschwister infolge einer Reaktionsträgheit nicht rechtzeitig parieren oder ein bestimmtes Begegnungs-Zeremoniell vernachlässigen. Ein Austausch von Jungen und Muttertieren ist möglich. Letztere zeigen sich nicht „verwundert“, wenn die Zahl oder Größe der Jungen sich schlagartig ändert oder wenn den „adoptierten“ ein netzfremder Geruch anhaftet. Die Jungen dagegen zeigen sich weit „verständiger“ und netzverbundener. Nur „Kleinkinder“ gewöhnen sich in einem fremden Netz wieder ein und gesellen sich den eingesessenen Jungen zu. Ältere dagegen werden im fremden Netz nicht mehr heimisch. Sie halten sich abseits und nehmen jede Gelegenheit zur Flucht wahr. Ein mütterliches Netzstück können die Jungen von einem fremden unterscheiden.

Durch ihren Aufenthalt im Netz der Mutter gelangen die Jungen an Beutetiere, die sie selbst weder überwältigen noch zerlegen könnten. Eine derartige Nahrungsfürsorge wird erst dann notwendig, wenn eine Spinnenart aus ökologischen Gründen zur Besiedlung von Lebens-

räumen gezwungen ist, in denen es an entsprechender Beute für die Jungtiere mangelt. Empfindlicher Nahrungsmangel mag die Jungen ursprünglich zur Rückkehr in das mütterliche Netz und zur Vorliebnahme mit Nahrungsresten gezwungen und die Entstehung einer derartigen Nahrungsfürsorge begünstigt haben. Diese hätte sonach ihren Ausgang von einer Art Schmarotzerdasein der Jungen genommen, woran sich bis heute nicht sehr viel geändert zu haben scheint. Die unterschiedliche Differenzierung des Verhaltens von Jungen und Müttern halte ich für ein gutes Beispiel für die differenzierende Wirkung und evolutive Kraft der Selektion. Während die ♀♀ ihr Verhalten nicht weiter auf die Jungen ausgerichtet und lediglich den Hemmungsmechanismus erworben haben, ihre Brut aufzufressen, haben diese ihre Bewegungen „verstehen“ und ihnen das Futter abzubetteln „gelernt“. Ihre „Adaptation“ ist in Anbetracht der von den ♀♀ vorgenommenen radikalen Selektion unschwer verständlich. Für den relativ geringen Entwicklungsgrad und damit für eine noch weitgehende Ursprünglichkeit dieser Brutpflege sprechen die kannibalischen Neigungen der Jungen untereinander und die beträchtlichen Variationen im Brutpflegeverhalten der ♀♀. Die beschriebene Nahrungsfürsorge, die sehr weitgehende Konvergenzen zu der anderer Spinnenarten aufzeigen läßt, leitet direkt zum Verhalten der ausgesprochen sozialen Spinnen über, die auf wärmere Länder beschränkt sind und verschiedenen Familien zugehören. Verweilen im ersten Falle nur die Jugendstadien im mütterlichen Netz und stehen damit zeitweilig in Sozialkontakt, so bleiben die sozialen Spinnen zeitlebens im Verband.

Literatur¹

- ABBOTT, C. E.: The senses of spiders. Bull. Brooklyn entom. Soc., N. s. **34**, 101—110 (1939).
- AMOUR, F. E. DE, F. E. BECKER and W. VAN RIPER: The black widow spider. Quart. Rev. Biol. **2**, 123—160 (1936).
- AZARA, F. v.: Reise nach Südamerika in den Jahren 1781—1801. Aus dem Spanischen übers. von WALCKENAER; aus dem Französischen von C. WEYLAND. Berlin 1810.
- BAERENDS, G. P.: Specializations in organs and movements with a releasing function. Symp. Soc. exp. Biol. No IV, 337—360 (1950).
- BALTZER, F.: Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mitt. naturforsch. Ges. Bern **1923**, 162—187.
- Über die Orientierung der Trichterspinn *Agalena labyrinthica* (CL.) nach der Spannung des Netzes. Rev. suisse Zool. **37**, 363—369 (1930).
- BARROWS, W. M.: The reaktions of an orb-weaving spider, *Epeira sclopetaria* Clerck, to rhythmic vibrations of its web. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **29**, 316—326 (1915).

¹ Vgl. auch die Literatur im 1. Teil dieser Arbeit (TRETZEL 1961).

- BARTELS, M.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinn *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. **10**, 527—593 (1929).
 — Über den Freßmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen. Rev. suisse Zool. **37**, 1—42 (1930).
- BAUM, J.: Péče o potomstvo u pavouků. (Comment les araignées ont soin de leur petits.) Věda přírodní **15**, 189—195 (1934).
 — V říší pavouků. Praha 1938 a.
- On the habits of the Australian spider *Dinopis subrufus* L. Koch. Věstn. českol. zool. spol. Praze **5**, 28—33 (1938 b).
- BERLAND: L.: L'instinct maternel chez les araignées. Rev. sci. (Paris) **63**, 161—166 (1925).
 — Contributions à l'étude de la biologie des arachnides (2e mémoire). Arch. Zool. exp. gén. **66**, 7—29 (1927).
- BILLAUELLE, H.: Zur Biologie der Mauerspinn *Dictyna civica* (H. Luc.) (Dictynidae, Araneida). Z. angew. Entom. **41**, 475—512 (1957).
- BONNET, P.: *Theridion tepidariorum* C. L. KOCH, Araignée cosmopolite, répartition-cycle vital-mœurs. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **68**, 335—386 (1935).
 — Bibliographia araneorum, tome I. Toulouse 1945.
- BOYS, C. V.: The influence of a tuning-fork on the garden spider. Nature (Lond.) **23**, 149—150 (1880).
- BRISTOWE, W. S.: Notes on the biology of spiders. V. *Theridion ovatum* Clerck, its habits and varieties. Ann. Mag. nat. Hist., 10th ser. **8**, 466—469 (1931).
 — Notes on the biology of spiders. IX. The British species of *Atypus*. Ann. Mag. nat. Hist., 10th ser. **11**, 289—302 (1933).
 — Spiders which feed their young from their mouth, p. 167. Countryside, Winter 1937.
 — A book of spiders. King Penguin Books. London 1947.
- BÜCHERL, W.: Estudos sobre a biologia e a sistemática do género *Grammostola* Simon, 1892. Monogr. Instituto Butantan No 1, 1951.
 — Instintos maternos nas aranhas Brasileiras. Dusenía **3**, 57—74 (1952).
- CHAMBERLIN, R. V.: Notes on North American spiders heretofore referred to *Coelotes*. Proc. Biol. Soc. Washington **38**, 119—124 (1925).
- CRANE, J.: Comparative biology of Salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part I. Systematics and life histories in Corythalia. Zoologica (N. Y.) **33**, No 1, 1—38 (1948); — Part II. Methods of collection, culture, observation and experiment. Zoologica (N. Y.) **33**, No 9, 139—145 (1948); — Part III. Systematics and behavior in representative new species. Zoologica (N. Y.) **34**, No 7, 31—52 (1949); — Part IV. An analysis of display. Zoologica (N. Y.) **34**, No 17, 159—214 (1949).
- CROME, W.: Die Wasserspinn. Neue Brehm-Bücherei, H. **44**, 1951.
 — Beschreibung, Morphologie und Lebensweise der *Eucta kaestneri* sp. n. (Araneae, Tetragnathidae). Zool. Jahrb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **82**, 425—452 (1954).
- DABELOW, S.: Zur Biologie der Leimschleuderspinn *Scytodes thoracica* (Latreille). Zool. Jahrb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **86**, 85—126 (1958).
- DAHL, F.: Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands mit einer anatomisch-biologischen Einleitung. Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holstein **5**, 13—83 (1883).
 — Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Vjschr. wiss. Philos. **9**, 84—103, 162—190 (1885).
 — Die Lycosiden Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. Nova Acta Leopold.-Carol. **88**, 175—678 (1908).

- DENIS, J.: Quelques remarques sur les sens du toucher et de la vue chez les araignées sédentaires. Bull. Soc. entom. France **40**, 260—264 (1935).
- FABRE, J. H.: Souvenirs entomologiques. 8e et 9e sér., 4. edit. Paris 1879—1910.
- FREISLING, J.: Zur Kenntnis des Instinktlebens bei *Theridium notatum* L. und *Theridium saxatile* Koch. Z. Tierpsychol. **4**, 233—246 (1940).
- GRÜNBAUM, A. A.: Über das Verhalten der Spinne (*Epeira diademata*) besonders gegenüber vibratorischen Reizen. Psychol. Forsch. **9**, 275—299 (1927).
- HARMS, W.: Brutpflege. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 2, S. 251—264. Jena 1933.
- O'HEA, J. P.: Tactile vision of insects and arachnida. Nature (Lond.) **111**, 498 (1923).
- HEIL, K. H.: Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Z. vergl. Physiol. **23**, 1—25 (1936).
- HOMANN, H.: Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Untersuchungsmethoden. II. Das Sehvermögen der Salticiden. Z. vergl. Physiol. **7**, 201—268 (1928).
- Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. V. Der Lichtsinn von *Aranea sexpunctata* (Argiopidae). Biol. Zbl. **66**, 251—261 (1947).
- HOLM, Å.: Beiträge zur Biologie der Theridiiden. Festschr. E. Strand **5**, 56—67 (1939).
- HUDSON, W. H.: The naturalist in La Plata. London 1923 (1892).
- JAMBUNATHAN, N. S.: The habits and life history of a social spider (*Stegodyphus sarsinorum* Karsch). Smithson. Miscell. Coll. **47**, 365—372 (1905).
- KAESTNER, A.: Reaktion der Hüpfspinnen (Salticidae) auf unbewegte farblose und farbige Gesichtsstimuli. Zool. Beitr., N. F. **1**, 12—50 (1950).
- KASTON, B. J.: Spiders of Connecticut. Connecticut State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. No 70, 1—874 (1948).
- KATHARINER, L.: Beobachtungen über die Brutpflege einer Spinne (*Stegodyphus lineatus* Latr.). Biol. Zbl. **21**, 72—74 (1901).
- KOEHLER, O.: Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens. Symposia Soc. Exp. Biol. (Cambridge) Nr IV, S. 269—304, 1950.
- Die Aufgabe der Tierpsychologie. Schr. Königsberger Gel. Ges. **18**, 79—113 (1943).
- Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren. Verh. dtsch. Zool. Ges. 1954. Zool. Anz. Suppl. **18**, 327—341 (1955).
- KUENZER, P.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen über das Zucken des Regenwurms. Z. Tierpsychol. **15**, 31—49 (1958).
- LASSEN, H., u. E. TOLTZIN: Tierpsychologische Studien an Radnetzspinnen. Z. vergl. Physiol. **27**, 615—630 (1940).
- LÉCAILLON, A.: Sur la biologie et la psychologie d'une araignée (*Chiracanthium carnifex* Fabricius). L'Année psychol. (Paris) **10**, 63—83 (1904).
- Nouvelles recherches sur la biologie et la psychologie des Chiracanthions. Bull. Soc. phil. Paris, 9e sér. **7**, 224—252 (1905).
- Sur les mœurs de *Agelena labyrinthica* Cl. (Arachn.). Bull. Soc. entom. France **1905**, Nr 12, 182—184.
- Les instincts et le psychisme des araignées. Bull. Inst. gen. psychol. (Paris) **6**, 128—146 (1906).
- Notes complémentaires sur les mœurs des araignées. II. Nature et importance des soins que certaines femelles donnent à leur progéniture. C. R. Soc. Biol. (Paris) **63**, 668—670 (1907).
- LENGERKEN, H. v.: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. Ergebnisse der Insektenbiologie, Bd. 1. Leipzig 1939.

- LEVI, H. W.: The spider genera *Enoplognatha*, *Theridion*. and *Paidisca* in America, North of Mexico (Araneae, Theridiidae). Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **112**, 1—124 (1957).
- LIESENFELD, F. J.: Untersuchungen am Netz und über den Erschütterungssinn von *Zygiella X-notata* (CL.) (Araneidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 563—592 (1956).
- LOCKET, G. H.: Observations on the mating habits of some web-spinning spiders. Proc. Zool. Soc. London **1926**, 1125—1146.
- On the mating habits of some spiders of the family Theridiidae. Ann. Mag. nat. Hist., 9th ser. **20**, 91—99 (1927).
- LORENZ, K.: Vergleichende Verhaltensforschung. Zool. Anz., Suppl. **12**, 69—102 (1939).
- Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. **5**, 235—409 (1943).
- MCCANN, C.: Parental care and cannibalism in Arachnids. J. Bombay nat. Hist. Soc. **39**, 194—196 (1937).
- MCCOOK, H. C.: American spiders and their spinningwork, vol. I—III. Philadelphia 1889—1893.
- MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Bd. I: Brutpflege, S. 522—644. Jena 1921.
- MENGE, A.: Preußische Spinnen. Schrift. naturforsch. Ges. Danzig, N. F. **1—4** (1866—1880).
- MEYER, E.: Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**, 1—69 (1928).
- MILLOT, J.: Sens chimiques et sens visuel chez les araignées. L'année biol., 3^e sér. **22**, 1—21 (1946).
- Ordre des Aranéides (Araneae). In GRASSÉ, Traité de Zoologie, Bd. 4, S. 589—743. Paris 1949.
- MILLOT, J., et P. BOURGIN: Sur la biologie des *Stegodyphus solitaires* (Aranéides, Eresides). Bull. Biol. France Belg. **76**, 298—313 (1942).
- MUMA, M. H.: North american Agelenidae of the genus *Wadotes* Chamberlin. Amer. Mus. Novit. No 1334, 1—12 (1947).
- NOBLE, G. K., and B. CURTIS: The social behavior of the Jewel Fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. Bull. Americ. Mus. nat. Hist. **76**, 1—46 (1939).
- NOBLEVILLE, A. DE: Histoire naturelle des animaux, tome I. Paris 1756.
- PALMGREN, P.: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei *Tegenaria derhami* Scop. Acta zool. Fenn. **19**, 1—28 (1936).
- Om Lycosidernas Fortplantingsinstinkter (Referat). (On the maternal behaviour of Lycosid spiders.) Ann. entom. Fenn. Helsinki **14**, 179—180 (1948).
- PAPPENHEIM, P.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Z. wiss. Zool. **74**, 109—154 (1903).
- PECKHAM, G. W., and E. G.: Some observations on the mental powers of spiders. J. Morph. **1**, 383—419 (1887).
- PLATEAU, M. F.: Observations sur l'Argyronète aquatique. Ann. sci. natur., 50^e sér. Zool. **7**, 345—368 (1867).
- PRECHT, H., u. G. FREYTAG: Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. Behaviour (Leiden) **13**, 143—211 (1958).
- PRECHTL, H. F. R.: Über die Adaptation des angeborenen Auslösemechanismus. Naturwissenschaften **39**, 140—141 (1952).

- PRITCHETT, A. H.: Observations on hearing and smell in spiders. Amer. Naturalist **38**, 859—867 (1904).
- RABAUD, E.: Recherches expérimentales sur le comportement de diverses araignées. L'année psychol. **22**, 21—57 (1920).
- L'instinct paralyseur des araignées. C. R. Acad. Sci. (Paris) **172**, 289—291 (1921).
- Influence des vibrations mécaniques sur une araignée (*Tetragnatha extensa* Lin.). C. R. Soc. Biol. (Paris) **84**, 763—765 (1921).
- L'instinct maternel chez quelques araignées (I). C. R. Soc. Biol. (Paris) **96**, 779—780 (1927).
- L'instinct maternel des araignées. (3^e note préliminaire.) Bull. Soc. zool. France **53**, 204—210 (1928).
- Notes sur le comportement maternel de *Pisaura mirabilis*. Livre jubil. Bouvier, Paris 1936, p. 93—96.
- SCHMIDT, G.: Einige Beobachtungen zur Biologie von *Olios argelasius* Walck. DATZ, **8**, Nr 8, 219—220 (1955).
- Einige Notizen über *Dolomedes fimbriatus* (CL.). Zool. Anz. **158**, 83—97 (1957).
- Die Wasserspinne und ihr Lebensraum. Orion H. **3**, 212—221 (1959).
- SEITZ, A.: Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* Pfeffer. Z. Tierpsychol. **3**, 40—84 (1939).
- SIMON, E.: Histoire naturelle des Araignées. Paris 1864.
- Observations biologiques sur les arachnides. I. Araignées sociables. (Voyage de M. E. Simon aus Venezuela, 11^e Mem.) Ann. Soc. entom. France **60**, 5—14 (1891).
- Les arachnides de France. Bd. 1—5, Paris 1874—1884; Bd. 6, Teil 1, p. 2. Paris 1914, 1926.
- THORP, R. W., and W. D. WOODSON: Black widow, America's most poisonous spider. The University of North Carolina Press 1945.
- THORPE, W. H.: The learning abilities of birds. Ibis **93**, 1—52, 252—296 (1951).
- TINBERGEN, N.: An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibl. biotheor. Leiden, Ser. D **1**, 39—98 (1942).
- Social releasers and the experimental method required for their study. Wilson Bull. **60**, 6—51 (1948).
- Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. Deutsche Übersetzung von O. KOEHLER. Berlin 1952.
- Tiere untereinander. Soziales Verhalten bei Tieren, insbesondere Wirbeltieren. Deutsche Übersetzung von O. KOEHLER. Berlin 1955.
- TINBERGEN, N., u. D. J. KUENEN: Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Z. Tierpsychol. **3**, 37—60 (1930).
- B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA u. W. W. VAROSSIEAU: Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.). Z. Tierpsychol. **5**, 182—226 (1943).
- , and J. PERDECK: On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick, *Larus a. argentatus* Pont. Behaviour (Leiden) **3**, 1—39 (1950).
- TRETZEL, E.: Zum Begegnungsverhalten von Spinnen. Zool. Anz. **163**, 194—205 (1959).
- Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae). Teil I: Biologie und Ökologie. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **49**, 658—745 (1961).
- WALCKENAER, C. A.: Aranéides. In P. VIEILLOT, Faune française ou Histoire naturelle des animaux, Bd. 2/2, S. 1—240. Paris 1820—1830.

- WIEHLE, H.: Beiträge zur Biologie der Araneen, insbesondere zur Kenntnis des Radnetzbaues. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, 115—151 (1928).
- Theridiidae. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 33. Jena: Gustav Fischer 1937.
- Die einheimischen *Tetragnatha*-Arten. Nova Acta Leopoldina, N. F. **6**, 363—386 (1939).
- Eine übersehene deutsche *Theridion*-Art. Zool. Anz. **149**, 226—235 (1952).
- Aus dem Spinnenleben wärmerer Länder. Neue Brehm-Bücherei, H. 138, 1954.

Priv.-Doz. Dr. ERWIN TRETZEL,
Erlangen, Zoolog. Inst., Universitätsstr. 19

LEBENS LAUF

Am 28. 5. 1920 in Kaltenbrunn (Kreis Neunburg v. W.) als Sohn des jetzigen Oberforstmeisters i. R. Julius T. und seiner Ehefrau Josephine, geb. Bogner, geboren, besuchte ich 5 Klassen Volksschule in Pfaffenhofen (Opf.), von dort aus 2 Klassen des Hum. Gymnasiums in Amberg und, nach Versetzung meines Vaters nach Weiden (Opf.), ab Ostern 1933 noch 6 Klassen des dortigen Hum. Gymnasiums. An dieser Anstalt legte ich Ostern 1939 die Reifeprüfung ab. Im Herbst-Trim. 1939 begann ich das Medizinstudium an der Universität Erlangen, das durch Einberufung zur Wehrmacht vor Beendigung des 4. Trim. unterbrochen wurde. Nach einer Verwundung an der Ostfront 1941 als Infanterist wechselte ich wegen dauernder Gebrauchseinschränkung der rechten Hand mein Studienfach und belegte nach Entlassung aus dem Wehrdienst als Kriegsversehrter ab SS. 1942 5. Sem. Naturwissenschaften mit dem Hauptfach Biologie bis zur erneuten Einberufung im August 1944. Nach amerikanischer Kriegsgefangenschaft in Bad Kreuznach konnte ich im WS. 1945/46 mein Studium an der Universität Erlangen wieder aufnehmen und nach weiteren 3 Sem. beenden. Am 1. 4. 1948 wurde ich mit der Verwaltung einer Assistentenstelle am Zoologischen Institut Erlangen betraut und am 15. 12. 1948 auf Grund einer Dissertation über Spinnen-Ökologie und einer mündlichen Prüfung in den Fächern Zoologie, Botanik und Physiologie zum Dr. phil. nat. promoviert. Seit 31. 1. 1949 bin ich als planmäßiger wissenschaftlicher Assistent am Zoologischen Institut tätig.

Erwin Tretzel

